ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 74

7

ИЮЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. И. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина, М. К. Одинокова* и *Н. В. Романенкова*

Сдано в набор 11.04.89. Подписано к печати 17.07.89. М-34180. Формат бумаги $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.84.
Усл. кр.-отт. 13.16. Уч.-изд. л. 15.01. Тираж 2214. Тип. зак. 1482. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.17.1 : 612.015.4

Г. А. Корнюшенко

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ

G. A. KORNJUSHENKO. URGENT PROBLEMS IN THE ECOLOGICAL STUDY OF PLASTID PIGMENTS

В работе кратко представлена история развития методологии экологического изучения пластидных пигментов. На основании экспериментальных данных, полученных для 20 видов горно-тундровых растений Хибин, сформулированы вопросы, нуждающиеся в дальнейшей разработке. Установлено, что результаты определения содержания хлорофилла в сформировавшемся листе хорошо воспроизводятся в разные годы и не зависят от фаз генеративного развития растений. У растений, четко различающихся по размеру листьев, было определено содержание хлорофилла у крайних экоформ. Показано, что несмотря на различия в условиях местообитания этих форм, количество пигментов, рассчитанное на единицу сырой массы, одинаково, что подтверждает наследственную природу этой величины. При расчете же содержания хлорофилла на единицы сухой массы и площади листа между экоформами отмечаются заметные различия. Результаты исследования обсуждаются в связи с особенностями ритма сезонного развития тундровых растений.

Основы методологии экологического изучения пигментов зеленого листа были разработаны классическими исследованиями В. Н. Любименко (1916, 1924). Эти работы до сих пор не утратили своей актуальности и являются стимулом для продолжения изучения фотосинтетических пигментов в различных аспектах экологической физиологии и ботанической географии.

Любименко изучил содержание пигментов в листьях 655 видов растений в ботанических садах о-ва Явы, Крыма и Петрограда. Этот богатый материал позволил выявить ряд закономерностей, связанных с адаптацией фотосинтетического аппарата к разного рода сочетаниям факторов внешней среды. Любименко убедился, что максимальная для вида концентрация хлорофилла в листе является величиной генетически детерминированной, определяемой свойствами вида. Предел этот достигается при наиболее благоприятном сочетании всех внешних факторов (Любименко, 1916; Любименко, Бриллиант, 1924). Ученым впервые было установлено, что максимум содержания хлорофилла обнаруживается в средних на побеге листьях, закончивших рост.

Следует подчеркнуть, что, говоря о наследственно закрепленном количестве хлорофилла, Любименко (1916) имел в виду его концентрацию, отнесенную к сырой массе листа. Содержание же пигментов, отнесенное к сухой массе и площади листа, по данным автора, очень сильно колебалось в листьях растений одного вида. Причина лабильности этих характеристик и их значение остались невыявленными.

В ходе последующего развития работ этого направления внимание физиологов было сконцентрировано на выяснении взаимосвязи между динамикой содержания хлорофилла в листе и фазами сезонного развития растений. Правда, работы эти в большинстве своем были выполнены на культурных растениях, в том числе на однолетних злаках. Их результаты обобщены в обзоре Е. Р. Гюб-

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1989 г.

бенет (1951). Автор приходит к выводу о наличии тесной корреляции между максимальным накоплением хлорофилла в листьях и переходом растения к цветению. Наряду с этим она отмечает, что у древесных пород и у двулетников максимум содержания пигментов не связан с цветением.

И. А. Попова (1958) показала, что у 4 из 5 исследованных видов высокогорий Памира максимум содержания пигментов приходился на фазу цветения.

На основании приведенных работ сложилось представление о совпадении максимума содержания пигментов у травянистых растений с фазой цветения.

Т. В. Герасименко с сотрудниками (1988) установила, что максимум накопления пигментов у тундровых растений о-ва Врангеля приходится на наиболее благоприятный период середины вегетации, который у разных видов совпадал с разными фазами генеративного развития. Однако остается неясным вопрос о том, имеется ли связь между фазой генеративного развития растения и максимумом накопления пигментов в листе.

В изучении метаболизма хлорофилла большую роль сыграли работы с использованием $C^{14}O_2$, выполненные А. А. Шлыком с сотрудниками. Было обнаружено, что на протяжении жизни листа содержание хлорофилла является результатом баланса постоянно идущего синтеза и распада его молекул, благодаря чему происходит его постоянное обновление (Шлык, 1956, 1965).

Обобщение всего имеющегося в мировой литературе материала по динамике пигментов в онтогенезе листа (Чайка, Савченко, 1981; Šestak, 1985) позволило прийти к выводу, что она принципиально сходна у растений разных систематических групп и характеризуется довольно четко различающимися этапами. В период активного роста листа происходит ускоренное, а затем равномерное накопление хлорофилла как результат превышения скорости его синтеза над деградацией. Максимум содержания хлорофилла наступает к моменту прекращения роста листа и может удерживаться на этом уровне некоторое время. Эта стационарная фаза соответствует выравниванию скоростей обоих процессов. Последний, заключительный этап связан с постепенным старением листа, когда распад хлорофилла преобладает над его синтезом.

Изменения содержания каротиноидов в онтогенезе листа в целом параллельны изменениям содержания хлорофилла. Различия касаются лишь заключительной фазы (Šestak, 1985).

Заслуживает внимания тот факт, что скорость накопления пигментов, продолжительность стационарной фазы и начало снижения количества пигментов определяются видом растения и его физиологическим состоянием (Чайка, Савченко, 1981).

Следует иметь также в виду, что четкие морфологические критерии, характеризующие выросший лист, отсутствуют. Размер листовой пластинки — недостаточно надежный признак. Листья, сформировавшиеся в начале и в конце вегетации, часто бывают мельче тех, которые сформировались в середине сезона. Трудно также установить начало старения листа, так как «количество хлорофилла в листе начинает убывать задолго до его пожелтения или отмирания» (Любименко, 1916 : 168). Эта неопределенность и заставляет в поисках максимума сезонной динамики пигментов брать несколько проб в разные календарные сроки.

Остается, однако, неясно, где и как следует брать пробу листьев для того, чтобы охарактеризовать вид по изучаемому признаку. Ведь в условиях естественных ландшафтов для характеристики отдельных видов рекомендация Любименко отбирать пробы листьев лишь в условиях, наиболее благоприятных для вида, представляется нереальной.

Наиболее благоприятные условия для вида, как принято считать, складываются в центре ареала, где вид освоил наиболее полно жизненные условия в процессе своего исторического развития. В рамках же любого географического района условия не могут быть одинаково благоприятными для всех видов местной флоры; для одних это центр, для других — граница ареала. Из этого следует, что если характерный для вида максимум содержания пигментов может быть действительно определен лишь при оптимальных для вида условиях среды, то в рамках какого-либо района он не может быть выявлен для всех видов.

Согласно современным представлениям (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Майр, 1974; Юрцев, 1987), свойства вида можно понять, лишь изучая популяции, географические и экотопологические. В пигментных характеристиках географических популяций найдут свое отражение характерные для района условия среды и направление адаптации вида к ним, которое может быть разным у разных видов. Если же вид в районе изучения освоил ряд экотопов и встречается в разных по структуре фитоценозах, тогда для выявления особенностей адаптации желательно более дробное его изучение в рамках отдельных ценопопуляций.

Цель настоящей работы состоит в решении нескольких задач методологического характера. 1. Определить у видов, обычных для горной тундры Хибин, содержание хлорофилла в листьях, закончивших рост, основываясь на данных средней для популяции пробы. 2. Выяснить, насколько стабильны полученные таким образом данные, сравнив их по годам. 3. У видов с хорошо выраженной экологически обусловленной изменчивостью размеров листьев сравнить экоформы по содержанию хлорофилла при разных способах расчета — на единицы сырой, сухой массы и площади листа. Сравнение между собой полученных таким образом пигментных характеристик не только позволит выяснить степень их лабильности, но и даст ключ к пониманию их информативной значимости. 4. Для того чтобы узнать, связан ли с определенной генеративной фазой развития растений максимум содержания хлорофилла в листе, одновременно сравнить по содержанию пигментов растения, находящиеся в разных фазах генеративного развития и в вегетативном состоянии.

Объекты и методика

Работа была проведена на базе Полярно-альпийского Ботанического сада-института г. Кировска. Материал был собран летом 1983 и 1984 гг. на северо-восточном склоне горы Вудъяврчорр в горно-тундровом поясе, расположенном на высоте 400—800 м над ур. м.

Условия вегетации этих двух лет в Хибинах сильно различались, что давало возможность выяснить влияние колебаний метеоусловий на содержание пигментов в выросшем листе.

В работе представлены данные по суммарному содержанию хлорофиллов (а+б), полученные для 20 видов растений, произрастающих в различных тундровых сообществах, главным образом — в травяно-кустарничковых.

Отбор проб листьев производился со зрелых растений несколько раз в середине сезона вегетации (в течение июля и в начале августа), когда листья большинства видов заканчивают свой рост независимо от прохождения растениями генеративных фаз развития (Полозова, Деева, 1978; Виталь, 1980).

Сущность использованного в работе методического подхода состояла в одновременном отборе листьев с растений, находящихся в разных фенологических состояниях. Это позволяло выявить роль фенофазы, независимо от погодных условий. Растения в состоянии вегетации могли быть имматурными или находиться в переходном состоянии: от ювенильного к зрелому или от зрелого к синильному.

Средняя проба листьев, характеризующая популяцию вида в пределах склона, включала листья, собранные с большого числа экземпляров из разных мест, т. е. представляла собой случайную выборку. Если в пределах локальной популяции встречались формы, визуально различавшиеся по размеру листьев или по интенсивности их окраски, то каждой из форм соответствовала отдельная проба.

Собранные в горах растения завертывали во влажную фильтровальную бумагу и помещали в полиэтиленовый мешок. В лаборатории с растений обрывали только выросшие листья и помещали в бюксы, выложенные изнутри влажной фильтровальной бумагой. До взятия навесок бюксы с листьями хранили в течение примерно 10 ч в холодильнике. Подчеркиваю, что такая подготовка листьев перед взятием навесок необходима, так как позволяет исключить влияние на результаты водного дефицита. Следует иметь в виду, что несмотря на высокую влажность воздуха в горной тундре Хибин, водный дефицит в почве и в листьях может очень сильно варьировать не только в течение вегетации, но и в течение суток из-за маломощного профиля щебнистых супесчаных почв, обладающих слабой водоудерживающей способностью, и сильных ветров.

Вес исходной средней для популяции пробы зависел от площади листьев и составлял от 5 до 20 г. Перед взятием навесок исходная проба тщательно перемешивалась. Крупные листья для лучшего усреднения предварительно измельчались. Навеска свежих листьев, из которой экстрагировали пигменты, варьировала от 0.5 до 2.5 г, а для определения сухой массы и площади листьев составляла 1—7 и 0.25—1.0 г соответственно. Для определения сухой массы листья высушивали в термостате при 105 °С. Площадь листьев определяли путем получения отпечатков на фотобумаге и их взвешивания. Для определения площади очень мелких листьев использовали электронно-вычислительную установку с анализом изображения IBAS.

Величину удельной поверхностной плотности (УПП) выражали в г сухой массы на 1 дм^2 листа.

Пигменты из листьев экстрагировали 100%-ным ацетоном с добавлением безводного сернокислого натрия и соды, после чего на фотоэлектрокалориметре измеряли экстинкцию экстракта для определения концентрации хлорофилла (Бажанова и др., 1964).

Аналитическая погрешность определения содержания хлорофилла составляла 1 %. Расхождения между параллельными пробами не превышали 5 %. В таблицах приводятся средние значения и средние квадратические отклонения среднего.

Результаты исследования

Прежде всего сравним данные по содержанию хлорофилла в выросшем листе, полученные в разные годы, заметно различавшиеся по погодным условиям. Лето в 1983 г. было более прохладное и влажное, чем в 1984 г. В горной травяно-кустарничковой тундре на северо-восточном склоне горы Вудъяврчорр сумма среднедекадных температур за период со 2-й декады июня по 3-ю декаду сентября в 1983 г. была 707.6°, а в 1984 г. — 909.6 °С. Средняя относительная влажность воздуха в июле и августе 1983 г. была 82—83 %, а в 1984 г. — 76—77 %.

В табл. 1 представлены средние данные по содержанию хлорофилла за оба года.

Из табл. 1 видно, что данные, полученные в разные годы, близки между собой и, как правило, достоверно не различаются. Средние значения коэффициента вариации свидетельствуют о том, что особенно хорошо воспроизводятся данные, рассчитанные на сырую массу. При расчете на сухую массу достоверная разница отмечается лишь у 5 видов, но и она сравнительно невелика.

Таким образом, у растений горной тундры Хибин содержание зеленых пигментов в листьях в середине вегетации представляет собой достаточно устойчивую величину, на которую не оказывают существенного влияния различия метеоусловий вегетационного периода.

ТАБЛИЦА 1

Содержание хлорофилла (мг/г и мг/дм^2) в листьях горно-тундровых растений в разные по климатическим условиям годы

Виды	Средние за летний период данные в расчете							
	на сырую массу				на сухую массу		на площадь листа	
	1983 г.	число проб	1984 г.	число проб	1983 г.	1984 г.	1983 г.	1984 г.
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh.	1.7±0.1	4	1.7±0.1	4	7.9±0.9	8.9±0.3	3.6±0.3	4.7±0.2
Silene acaulis L.	0.64±0.06	5	0.56±0.06	6	4.0±0.3	3.8±0.2	—	—
Polygonum viviparum L.	2.1±0.1	3	2.2±0.2	2	9.9±0.5	9.9±0.4	4.8±0.3	3.9±1.0
Cardamine bellidifolia L.	1.8	1	2.0±0.1	3	7.8	11.0±1.1	5.5	4.8±0.2
Salix reticulata L.	1.7±0.1	6	1.7±0.1	2	6.4±0.2	5.5±0.4	4.3±0.2	4.1±0.3
S. polaris Wahlenb.	1.7±0.1	4	1.9±0.1	4	6.0±0.3	7.5±0.3	3.4±0.2	3.6±0.1
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	1.2±0.1	3	1.2±0.1	3	2.2±0.1	2.5±0.3	7.3±0.6	5.4±0.6
Harrimanella hypnoides (L.) Cov.	2.3±0.1	3	2.1±0.1	2	3.9±0.3	3.8±0.1	5.5±0.7	6.1±0.2
Sibbaldia procumbens L.	2.1±0.1	3	2.0±0.1	3	7.0±0.1	7.6±0.4	3.3±0.1	3.3±0.1
Dryas octopetala L.	2.2±0.1	7	2.1±0.1	8	5.7±0.3	5.1±0.3	5.8±0.4	5.9±0.6
Veronica alpina L.	1.3±0.1	3	1.2±0.1	4	7.6±0.2	7.1±0.5	3.2±0.3	2.9±0.1
Bartsia alpina L.	1.5±0.1	4	1.6±0.1	3	6.4±0.3	7.0±0.4	3.3±0.1	3.7±0.2
Solidago lapponica With.	1.8±0.1	5	1.7±0	5	9.2±0.7	8.2±0.1	4.1±0.3	3.7±0.2
Gnaphalium supinum L.	1.1±0.2	4	1.2±0.1	3	6.5±0.7	7.3±0.5	1.7±0.1	1.9±0
Saussurea alpina (L.) DC.	1.0±0	5	1.1±0.1	9	6.3±0.4	8.3±0.6	3.1±0.2	3.3±0.3
Juncus trifidus L.	2.5±0.1	2	2.2±0.1	3	7.0±1.1	7.8±0.1	9.8±0.6	7.8±1.8
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve	2.8±0.2	3	2.4±0.2	3	10.9±1.1	10.8±1.1	5.1±0.6	4.2±0.5
Коэффициент вариации	10 %				14 %		15 %	

Следующая задача состояла в том, чтобы выяснить влияние фазы развития растения на содержание хлорофилла в выросшем листе.

Благодаря микрорельефу, создающему пеструю гамму микроклиматических условий в горной тундре, на весьма ограниченной территории в июле можно одновременно встретить особи одного вида, находящиеся на разных фазах развития. Поэтому в каждый срок отбирались несколько проб листьев растений одного вида, находящихся в разных фенофазах.

В табл. 2 представлены максимальные, минимальные и средние значения содержания хлорофилла, рассчитанного на сырую массу. Средние значения получены для растений, которые в данном сезоне не перешли в генеративное состояние, и для растений, находящихся в различных генеративных фазах развития.

Из табл. 2 видно, что максимальное содержание хлорофилла может соответствовать как генеративному, так и вегетативному состоянию растений. Максимальное и минимальное содержание хлорофилла в листьях может приходиться на одну и ту же фазу развития растения, а между растениями, находящимися на разных фазах генеративного развития, отсутствует достоверная разница по содержанию хлорофилла.

Размах между крайними значениями, как видно из таблицы, сравнительно невелик (около 30 %) и обусловлен, вероятно, попаданием в пробу какого-то числа листьев, еще не закончивших рост или уже начавших стареть, чего полностью избежать трудно из-за отсутствия достаточно четких критериев, позволяющих дифференцировать листья по их возрастному состоянию.

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла (мг/г сырой массы) в разные фазы развития растений

Вид	Максимальное содержание, фаза	Минимальное содержание, фаза	Средние значения							
			вегетативное состояние	число проб	Генеративное состояние					
					бутонизация	число проб	цветение	число проб	начало плодоношения	число проб
Oxyria digyna (L.) Hill.	1.3 в	1.1 б	1.2±0.1	2	1.2±0.1	2	1.2±0	2	1.2±0.1	2
Vaccinium myrtillus L.	2.5 в, п	2.3 ц	2.5	1	—		2.4±0.1	2	2.5±0	2
Salix reticulata	1.8 в, п	1.6 б	1.7±0.1	2	1.6	1	1.7	1	1.7±0.1	4
S. polaris	2.0 в	1.5 в	1.8±0.1	3	—		1.7±0.1	3	1.8±0.1	2
Saxifraga aizoides L.	1.0 в	0.7 ц	0.9±0.1	3	0.7	1	0.7±0	2	—	
Saussurea alpina	1.5 в	0.8 в	1.1±0.1	6	1.1±0.1	4	1.1±0.1	4	—	
Solidago lapponica	2.0 в	1.5 б	1.8±0.2	4	1.6±0.1	2	1.9±0.1	3	—	
Gnaphalium supinum	1.3 б	0.9 в	1.1±0.1	3	1.3	1	1.1±0.1	3	—	
Papaver lapponicum	1.9 б	1.6 б, ц	1.9	1	1.7±0.1	3	1.6±0	2	—	
Bartsia alpina	1.8 ц	1.3 ц	1.5	1	1.6	1	1.5±0.1	4	1.4	1
Cardamine bellidifolia	2.1 ц	1.8 ц	1.9	1	—		1.9±0.2	2	1.9	1
Sibbaldia procumbens	2.2 ц	1.8 б	2.0	1	1.9±0.1	2	2.2±0	2	2.1	1
Poligonum viviparum	2.4 ц	1.8 ц	2.2±0.1	2	—		2.1±0.1	3	—	
Dryas octopetala	2.4 ц	1.9 ц	2.2±0.1	3	—		2.2±0.1	6	2.1±0.1	2
Silene acaulis	0.7 п, б	0.5 в	0.6±0	3	0.7	1	0.6±0	5	0.6±0	2
Veronica alpina	1.4 п	1.0 б	1.2	1	1.0	1	1.2±0.1	3	1.3±0.1	2
Oxytropis sordida	2.5 п	1.9 ц	2.1	1	—		2.3±0.1	3	2.3±0.2	2

Примечание. *в* — вегетативное состояние, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *п* — плодоношение.

Далее важно было выяснить, как отражается на содержании хлорофилла во взрослом листе полиморфность листьев в популяции, столь вероятная в условиях горной местности.

Известно, что развитие рельефа в горах, связанное с процессом выветривания, разрушения каменных россыпей и останцов, приводит к вымыванию мелкозема в среднюю и нижнюю части склонов, к его отложению на нагорных террасах, седловинах и пологих склонах. Постепенное возрастание мощности мелкоземистого слоя сопровождается увеличением влажности почвы (Горчаковский, 1955). Таким образом создается градиент эдафических условий, которые ухудшаются с высотой. Этим объясняется то, что растения экологически лабильных видов, встречающиеся на протяжении всего горно-тундрового пояса, с высотой становятся все более низкорослыми и мелколистными. Сравнение крайних экологических форм растений по какой-либо характеристике дает возможность выяснить степень ее изменчивости.

В настоящей работе неоднородность популяции особенно отчетливо была выражена у двух видов: *Silene acaulis* и *Dryas octopetala*. Экоформы этих видов, встречающиеся в верхней части склона, заметно отличались от тех, которые произрастали в более благоприятных условиях средней и нижней частей горно-тундрового пояса: у них была отчетливо выражена микрофилия, сами растения были мельче, а расположение метамеров — более компактное. Дан-

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофилла у экоформ, различающихся по площади листьев

Вид	Характеристика листа			Содержание хлорофилла в расчете		
	площадь, см^2	содержание воды, %	УПП, г/дм^2	на массу, мг/г		на площадь, мг/дм^2
				сырую	сухую	
Silene acaulis	0.06±0.01	85±1	0.8±0.1	0.53±0.01	3.5±0.3	2.7±0.2
	0.12±0.01	88±0	0.4±0	0.54±0.02	4.7±0.1	2.0±0.1
Dryas octopetala	0.21±0.05	56±2	1.4±0.1	2.0±0.1	4.5±0.2	6.3±0.7
	1.2±0.05	62±1	1.4±0.1	2.2±0.1	5.8±0.1	8.3±0.1

ные о содержании хлорофилла и о некоторых особенностях листа (средние из 50—100 шт) представлены в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что экоформы *Silene acaulis* по площади среднего листа различались в два раза и в такой же мере — по УПП. При этом содержание хлорофилла в расчете на сырую массу оказалось сходным, а в расчете на единицы сухой массы и площади листа различия были существенны. Более крупные листья содержат меньше хлорофилла в единице площади листа, но больше — в единице сухой массы.

Несколько иная картина складывается при сравнении экоформ *Dryas octopetala*, которые отличались по площади среднего листа в 6 раз, а также по содержанию воды в листе, но имели при этом одинаковую УПП. Разница по содержанию хлорофилла в расчете на сырую массу здесь также отсутствует, но в более крупных листьях содержание хлорофилла выше как при расчете на сухую массу, так и на единицу площади листа.

ТАБЛИЦА 4

Содержание хлорофилла в листьях растений *Saussurea alpina*, различающихся по окраске и размеру листьев в разные фазы малого онтогенетического цикла

Цвет листьев	Расположение на побеге	Характеристика листа			Содержание хлорофилла в расчете		
		площадь, см^2	содержание воды, %	УПП, г/дм^2	на массу, мг/г		на площадь, мг/дм^2
					сырую	сухую	
Светлозеленые				Вегетативные особи			
	розеточные	23.4±2.8	85±0	0.44±0.03	0.90±0.05	5.8±0.3	2.5±0.3
				Генеративные особи			
	стеблевые	11.3±1.3	85±0	0.42±0.02	0.87±0.1	5.6±0.7	2.3±0.2
Темнозеленые				Вегетативные особи			
	розеточные	31.2±3.0	87±0	0.39±0	1.4±0.1	11.1±0.1	4.3±0.1
				Генеративные особи			
	стеблевые	10.8±2.3	86±2.0	0.45±0.06	1.3±0	9.6±1.5	4.3±0

Приведенные данные свидетельствуют о большой стабильности содержания хлорофилла в расчете на сырую массу листа. Однако особи *Saussurea alpina*, имевшие разные по интенсивности окраски листья, отличались между собой по всем трем пигментным характеристикам (табл. 4).

Из табл. 4 видно, что светло- и темноокрашенные листья различались между собой по содержанию хлорофилла, причем почти в одинаковой степени при всех способах расчета. Различия эти были в равной мере выражены как на вегетативных, так и на генеративных особях.

Примечательно, что листья, которые различались по положению на побеге и по величине (розеточные широкие и стеблевые узкие), имели сходное содержание хлорофилла при всех способах расчета. Такое же сходство изучаемых признаков было обнаружено у разных по морфологии листьев вегетативных и генеративных особей *Solidago lapponica*, *Poligonum viviparum*. Поэтому не было неожиданным отсутствие разницы по содержанию хлорофилла и у ряда других видов, генеративные и вегетативные побеги которых не отличались по площади и интенсивности окраски листьев.

Таким образом, наличие генеративных органов на одних побегах и их отсутствие на других в пределах одного растения не сказывается на содержании хлорофилла в листьях, закончивших рост.

Обсуждение результатов

Изучение фотосинтетических пигментов в эколо́го-физиологическом и ботанико-географическом аспектах предъявляет высокие требования к точности и сопоставимости методов их количественного определения, а также к обоснованной методологии этих работ. Очень ограниченное число работ методического и методологического характера, выполненных на экологически разнообразном материале, привело к тому, что до сих пор весьма неопределенны критерии, позволяющие оценить, насколько правильны полученные на природном материале результаты. Неудивительно поэтому, что в экологическую литературу по пигментам попадают часто случайные, ошибочные данные, на что указывает Šestak (1985).

При сопоставлении собственных результатов определения содержания пигментов у горно-тундровых растений Хибин с опубликованными ранее (Гортикова, 1950; Лукьянова, 1984, 1987; Лукьянова и др., 1986) для нескольких общих видов, исследованных в одном районе, были обнаружены значительные различия (примерно в 2 раза) по максимальному содержанию хлорофилла в расчете на сырую массу листа. В работах Л. М. Лукьяновой (1984, 1987) аналогичные расхождения отмечаются для ряда видов, изученных в разные годы. Автор считает возможным отнести их за счет биологического разброса и влияния метеоусловий.

Принимая во внимание генетически детерминированный характер максимального содержания хлорофилла во взрослом листе (Любименко, 1916), можно ожидать, что эта характеристика в значительной степени консервативна. Поэтому наиболее вероятной причиной указанного расхождения данных могут быть разного рода методические погрешности, которые у разных авторов могут оказаться разными. Выявление этих погрешностей — одна из актуальных задач сегодняшнего дня.

Настоящая работа ставила своей целью заострить внимание на принципах отбора пробы листьев для характеристики вида в конкретном географическом районе. Мы подчеркиваем необходимость получения большой, средней для популяции пробы листьев, собранной из разных мест в пределах изучаемого района.

В работе показано, что полученные таким образом средние (из 5—6 определений) данные по содержанию хлорофилла хорошо воспроизводятся, даже если они получены в разные по метеоусловиям годы. Максимальная за два сезона величина содержания хлорофилла оказалась близка к среднему для всех проб значению и от минимальной отличалась примерно на 30 %.

Хорошая повторяемость максимальных данных по годам получена в работе Герасименко с сотрудниками (1988), в которой приводится сезонный ход изменения содержания пластидных пигментов у тундровых растений о-ва Врангеля.

Средние для всех изученных видов значения коэффициента вариации, рассчитанные для разных количественных показателей, свидетельствуют о более высокой стабильности концентрации хлорофилла, рассчитанной на сырую массу.

В работе показано, что максимальное, рассчитанное на сырую массу содержание хлорофилла в листе, соответствующее стационарной фазе его изменения в онтогенезе листа, не зависит от фаз генеративного развития тундровых растений. Сформированность генеративных органов в почках возобновления к началу периода вегетации (Серебряков, 1961), а также возможность использования запасных углеводов подземных органов, в несколько раз превышающих вес надземной фитомассы (Billings, Mooney, 1968), определяют своеобразие растений Заполярья. Именно это обеспечивает им относительно независимый от фотосинтеза и колебаний погодных условий быстрый и одновременный рост весной как вегетативных, так и генеративных побегов и, по-видимому, независимое от фаз генеративного развития растений накопление хлорофилла в процессе онтогенеза листа.

Для сравнения пигментных характеристик по степени их экологической отзывчивости было произведено сопоставление по содержанию хлорофилла на единицы сырой, сухой массы и площади листа крайних экоформ, произрастающих в контрастных условиях местообитания.

Экоформы видов *Silene acaulis* и *Dryas octopetala*, растущие на более бедных и сухих почвах верхней части горно-тундрового пояса, имели наиболее мелкие и сухие в популяции этих видов листья. Однако в этих листьях содержание хлорофилла в расчете на сырую массу оказалось сходным с таковым в более крупных листьях форм, растущих в относительно благоприятных условиях. По двум другим пигментным характеристикам экоформы обоих видов заметно различались. Характер отличий по количеству хлорофилла на единицы сухой массы и площади листа был сопряжен у этих форм, по всей вероятности, с экологически обусловленными особенностями структуры их листьев. Давно известно, что микрофилия обычно сопровождается утолщением листа и увеличением УПП. Происходит это за счет относительного утолщения кутикулы, наружных стенок эпидермальных клеток, уплотнения жилкования (Шенников, 1950). Как следствие этого в более мелких листьях уменьшается содержание хлорофилла в расчете на сухую массу, а за счет повышения УПП листа происходит увеличение концентрации хлорофилла в единице площади листа, как это было отмечено у *Silene acaulis*. Для *Dryas octopetala* характерным является плотный толстый лист (УПП=1.4). Вероятно, поэтому микрофилия не сопровождается здесь дальнейшим уплотнением и утолщением листа. Уменьшение содержания хлорофилла на единицу сухой массы у мелколистной формы *Dryas octopetala* сопровождается адекватным снижением концентрации его в единице площади листа.

Стабильность содержания хлорофилла, отнесенного к единице сырой массы взрослого листа, и изменчивый характер величин, рассчитанных на сухую массу и единицу площади листа, были обнаружены и при сравнении бореальных и тундровых популяций полизональных видов растений (Корнюшенко, 1986), а также при сопоставлении между собой близкородственных видов с разной экологией (Kornjushenko, Cobas, 1988).

В настоящей работе показано, что сама по себе разница по площади листьев, свойственная, например, вегетативным и генеративным особям некоторых видов, не влекла за собой различий в содержании хлорофилла. Морфологические отличия листьев, если они не являются экологически обусловленными, не сопровождаются, вероятно, и существенными различиями в структуре листьев, определяющей расчетные пигментные характеристики. Тот факт, что произрастающие в одной эконише особи *Saussurea alpina*, имеющие сходные по площади, но сильно различающиеся по интенсивности окраски листья, различались и по содержанию хлорофилла при всех способах расчета, связан, по-видимому, с мутацией генов, ответственных за биосинтез хлорофилла (Любименко, 1935).

Полученный в работе материал свидетельствует в пользу стабильности содержания хлорофилла, отнесенного к единице сырой массы взрослого листа, чем подтверждается идея о его наследственной природе (Любименко, 1916). Эта величина, будучи генетически детерминированной, связана, по-видимому, с условиями формирования видов в прошлом.

Две другие характеристики — содержание хлорофилла, отнесенное к единицам сухой массы и площади листа, могут заметно варьировать в пределах вида, являясь отражением структуры листа. Они связаны с экологической изменчивостью растений и соответствуют условиям, в которых отдельные популяции существуют в настоящее время.

В заключение считаю приятным долгом выразить искреннюю благодарность старшим научным сотрудникам Полярно-альпийского ботанического сада-института г. Кировска А. А. Похилько и В. К. Жирову за оказанную мне помощь при проведении этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А. и др. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л.: Наука, 1964. 120 с. — *Виталь А. Д.* О связи линейных приростов побегов и листьев арктических растений с ходом температуры и ритмом фенологического развития // Биогеоценозы таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. С. 97—105. — *Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М., Гаген М. Т.* Содержание хлорофилла и фотосинтез у растений о. Врангеля в течение их вегетации // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1085—1102. — *Гортикова Н. Н.* Активность ферментов и содержание пигментов пластид у растений Заполярья // Тр. БИН АН СССР. Экспериментальная ботаника. 1950. Вып. 7. С. 5—17. — *Горчаковский П. Л.* Растительность горных тундр Урала // Зап. Урал. отд-ния Географ. о-ва СССР. 1955. Вып. 2. С. 39—158. — *Гюббенет Е. Р.* Растение и хлорофилл. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 246 с. — *Корнюшенко Г. А.* Сравнительное изучение содержания пигментов у полизональных видов растений горной тундры Хибин и Ленинградской области // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 71—72. — *Лукьянова Л. М.* CO_2 — газообмен растений Хибин // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 88—95. — *Лукьянова Л. М.* Ботанико-географический анализ ассимиляционной деятельности растений Хибин // Ботанические исследования за Полярным кругом. Л.: Наука, 1987. С. 10—23. — *Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986. 127 с. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Академии наук. СПб., 1916. Сер. 8. Вып. 33. С. 1—274. — *Любименко В. Н.* Биология растений. Л.: Гос. изд-во, 1924. 359 с. — *Любименко В. Н.* К теории приспособления растений к свету // Сов. ботаника. 1935. № 6. С. 5—18. — *Любименко В. Н., Бриллиант В. А.* Окраска растений. Растительные пигменты. Л.: Гос. изд-во, 1924. 280 с. — *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Полозова Т. Г., Деева Н. М.* Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах таймырского биогеоценотического стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 144—165. — *Попова И. А.* О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 11. С. 1550—1560. — *Серебряков И. Г.* Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, № 5. С. 78—97. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с. — *Чайка М. Т., Савченко Т. Е.* Биосинтез хлорофилла в процессе развития пластид. Минск: Наука и техника. 1981. 168 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 376 с. — *Шлык А. А.* Метод меченых атомов в изучении биосинтеза хлорофилла. Минск: Изд-во АН БССР, 1956.

300 с. — *Шлык А. А.* Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск: Наука и техника, 1965. 396 с. — *Юрцев Б. А.* Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 581—588. — *Billings W. D., Mooney H. A.* The ecology of arctic and alpine plants // Biol. Rev. 1968. Vol. 43. P. 481—529. — *Kornjushenko G. A., Cobas D. B.* The chlorophill content as the ecological indicator // Integrated ecology in defense of the nature. Abstracts of second Symposium on Botany, 1988, Gavane; Cuba. P. 91. — *Šestak Z.* Photosynthesis during leaf development. Praga: Academia, 1985. 396 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 VIII 1988.

SUMMARY

The methodology of plastid pigments investigation from the ecological point of view is considered. The experimental data obtained allowed us to formulate the problems of further study. It was established that chlorophyll content of a fully developed leaf is similar irrespective of the year of the study and the phase of plant development. The chlorophyll content in the leaves of two contrasting ecoforms has been determined. It was shown that in spite of differences in the habitat of these forms the amount of chlorophyll per unit of fresh matter is equal. This fact confirms the hereditary nature of the value. On the other hand, the amount of chlorophyll per unit of leaf area and dry matter differs essentially between the ecoforms. The results of the investigation are discussed in connection with the seasonal development of tundra plants.

УДК 620.187 : 581.33 : 582.998

Т. А. Плющ

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *RUDBECKIA HIRTA* (*ASTERACEAE*)

T. A. PLYUSHCH. ULTRASTRUCTURE OF EMBRYO SAC IN *RUDBECKIA HIRTA* (*ASTERACEAE*)

Исследована ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* на трех стадиях развития до оплодотворения и сразу после него. Обсуждаются вопросы морфологического подобия яйцевого и антиподального аппаратов, функционального значения трубчатого ЭР синергид, сравнивается тонкое строение зародышевого мешка *R. hirta* и других растений с зародышевым мешком Fritillaria-типа.

Ранее нами была исследована ультраструктура зародышевого мешка Fritillaria-типа у *Lilium regale*, *L. candidum*, *Tamarix kotschyi*, *Gagea lutea* (Плющ, 1987). В настоящем сообщении приводятся данные по ультраструктуре зародышевого мешка этого типа у *Rudbeckia hirta.*

Материалы и методика

Завязи *Rudbeckia hirta* L. фиксировали в 3%-ном растворе глутарового альдегида и постфиксировали в 2%-ном растворе OsO_4 с использованием 0.1 М фосфатного буфера при температуре 6 °С. Материал обезвоживали в восходящей серии этилового спирта и абсолютного ацетона и заливали в эпон. Ультратонкие срезы, окрашенные в уранил-ацетате и цитрате свинца, исследовали в электронном микроскопе JEM 100B. Морфометрический анализ электронограмм проводили по методике Е. В. Киселевой с соавторами (1974) так, как описано нами ранее (Плющ и др., 1987).

Результаты исследования

Исследование ультраструктуры клеток зародышевого мешка *R. hirta* до оплодотворения позволило выделить в его развитии 3 стадии, после оплодотворения — 1 стадию.

1-я стадия. Зародышевый мешок с недифференцированным яйцевым аппаратом (табл. I, *1*).

На этой стадии клетки яйцевого аппарата уплощенные, окружены тонкими полисахаридными оболочками (табл. II, *1*) с плазмодесмами и имеют сходное строение. Ядра располагаются в центре клеток, крупные центральные вакуоли отсутствуют. Ядра лопастные, с плотной нуклеоплазмой и небольшим количеством конденсированного хроматина, располагающегося в мелких глыбах. В ядрышке гранулярный и фибриллярный компоненты перемешаны, но гранулярного больше на периферии, а фибриллярного — в центре. В цитоплазме плотность распределения рибосом высокая. Короткие, очень узкие цистерны эндоплазматического ретикулума (ЭР) встречаются редко. Трубчатый ретикулум отсутствует. Аппарат Гольджи несет признаки низкой активности. Многочисленны митохондрии, которые из цитоплазматических органелл занимают в цитоплазме наибольший объем. Матрикс митохондрий электронно-прозрачный, кристы практически отсутствуют. Пластиды в клетках единичны, такой же мелкой и округлой формы, как и митохондрии. Строма пластид электронно-плотная. Некоторые пластиды содержат единичные крахмальные зерна, заполняющие почти весь объем пластиды. Кроме того, в цитоплазме присутствуют вакуоли (табл. II, *1*), которые, видимо, возникли на месте дегенерировавших пластид. На это указывают очень высокий контраст их тонопласта, что, возможно, является результатом сплавления двух мембран пластидной оболочки, наличие во внутреннем содержимом свободно располагающихся мембран, часто в виде колец, которые напоминают тилакоиды, и осмиофильных глобул.

В центральной клетке основной объем занимает крупная центральная вакуоль (табл. I, *1*), два сливающихся ядра центральной клетки соединены мостами слияния. Нуклеоплазма ядер электронно-плотная, количество конденсированного хроматина почти такое же, как в ядрах яйцевого аппарата. В ядрышке преобладает гранулярный компонент. Цитоплазма центральной клетки сосредоточена вокруг ядер. Плотность рибосом в центральной клетке несколько ниже, чем в клетках яйцевого аппарата. Цистерны ЭР редкие, очень узкие. Активность аппарата Гольджи выше, чем в микропилярных клетках. Диктиосомы состоят из 4—7 коротких цистерн, которые формируют многочисленные электронно-прозрачные мелкие и крупные пузырьки. Основной компонент цитоплазмы — митохондрии с электронно-прозрачным матриксом и минимальным числом крист. Другая заметная составная часть цитоплазмы — вакуоли, которые, по всей видимости, как и в клетках яйцевого аппарата, произошли из дегенерировавших пластид. Они примыкают к ядрам. Их число небольшое, но вследствие крупных размеров они занимают значительный объем цитоплазмы. Пластиды не обнаружены. Есть липидные капли.

Из антипод на ультратонких срезах наблюдали только одну. Эта антипода содержит в своей верхней части крупную центральную вакуоль. Ядро и цитоплазма располагаются в нижней части. В тонкой полисахаридной оболочке, общей для антиподы и центральной клетки, присутствуют редкие плазмодесмы. В участке оболочки зародышевого мешка, окружающем антиподу, плазмодесмы отсутствуют. Плотность нуклеоплазмы в ядре антиподы несколько ниже, чем в ядрах центральной и микропилярных клеток зародышевого мешка, количество конденсированного хроматина приблизительно такое же. В ядрышке фибриллярный и гранулярный компоненты смешаны, однако по периферии ядрышка и в участках, окаймляющих ядрышковые вакуоли, присутствует преимущественно гранулярный компонент. Часть гранул располагается в виде мелких колец. Их центральная часть, окаймленная гранулами, имеет среднюю электронную плотность. Густота расположения рибосом в антиподе меньше, чем в центральной клетке и клетках яйцевого аппарата. Меньше в антиподе на единице площади и митохондрий. Плотность их матрикса несколько выше, чем в митохондриях центральной и микропилярных клеток зародышевого мешка, однако кристы в них также не видны. Вакуоли, описанные для центральной и микропилярных клеток, наблюдаются и в антиподе. Узкие длинные цистерны ЭР встречаются лишь несколько чаще, чем в центральной клетке, большей частью они замыкаются в кольца. Аппарат Гольджи неактивный: диктиосомы отчленяют малочисленные пузырьки.

2-я стадия. Зародышевый мешок с дифференцированным яйцевым аппаратом (табл. I, *2*).

Развитие зародышевого мешка *R. hirta* сопряжено с его ростом, увеличением размера клеток, активным синтезом цитоплазмы во всех клетках зародышевого мешка, процессом дифференциации клеток в яйцевом и антиподальном аппаратах.

Клетки яйцевого аппарата различаются по положению. Базальный конец яйцеклетки располагается ниже базальных концов синергид и примыкает к верхнему латеральному участку стенки зародышевого мешка. Таким образом, топография клеток яйцевого аппарата становится такой же, как у многих покрытосеменных. Клетки по всей поверхности окружены полисахаридными оболочками, более толстыми в базальной части клеток и очень тонкими в апикальной. В яйцеклетке формируется крупная центральная вакуоль, ядро и бо́льшая часть цитоплазмы локализованы в апикальном конце клетки, т. е. происходит типичная поляризация клетки. В синергидах крупная центральная вакуоль отсутствует, ядро располагается в центре клетки. Ядра яйцеклетки и синергид, как и других клеток зародышевого мешка на этой стадии, имеют электронно-плотную нуклеоплазму, конденсированного хроматина значительно меньше, чем на предыдущей стадии, он преимущественно диффузный. Ультраструктура цитоплазмы яйцеклетки и синергид различна. Для яйцеклетки характерна очень высокая плотность рибосом — моносом и полисом (табл. II, *2*). Цистерны ЭР немногочисленные. Аппарат Гольджи характеризуется низкой активностью. Диктиосомы мелкие, состоят из коротких 4—5 прямых цистерн, формирующих редкие электронно-прозрачные пузырьки. Основные цитоплазматические органеллы — митохондрии, их парциальный объем в цитоплазме приблизительно равен 9 % (приблизительные парциальные объемы органелл в цитоплазме далее будут указываться в скобках). У них электронно-прозрачный матрикс и развитая система крист. Пластиды (6 %) на этой стадии — типичные лейко- или амилопласты, имеют плотную строму, содержат осмиофильные глобулы, их внутренняя мембранная система образована преимущественно трубочками, встречаются также тилакоиды. Некоторые пластиды чашевидной или гантелевидной формы. Пластиды распределены не свободно в цитоплазме, а сконцентрированы в одном или нескольких ее участках. При этом большая часть пластид ассоциирована с телами, напоминающими ядрышко (табл. II, *2*), однако имеющими меньшую, чем последнее, электронную плотность. Вместе с тем по другим признакам эти структуры действительно похожи на ядрышко. Они состоят из гранулярного и фибриллярного компонентов, содержат внутри «вакуолеподобные» зоны. Иногда наблюдается упорядоченное расположение гранул в зависимости от плоскости среза — или в виде колец, или в виде продольных структур, окаймленных гранулами с двух сторон. Пластиды окружают «ядрышкоподобное» тело и одним концом или двумя (в случае гантелевидных пластид) «погружаются в его содержимое». Пластид в клетке больше, чем на предыдущей стадии, и, возможно, появление «ядрышкоподобных» тел и их ассоциация с пластидами определенным образом связаны с увеличением числа пластид. Вакуоли, описанные на 1-й стадии, в этот период в яйцеклетке и других клетках зародышевого мешка отсутствуют. Липидных капель в яйцеклетке мало (0.2 %).

Ультраструктура цитоплазмы синергид, как уже отмечалось, иная, чем яйцеклетки. В синергиде отсутствует крупная центральная вакуоль, но в цитоплазме есть средние вакуоли и много мелких. Плотность рибосом меньше, чем в яйцеклетке. ЭР представлен обеими формами — цистерноидной и трубчатой. Цистерны узкие, несколько более многочисленные, чем в яйцеклетке. Трубчатый ретикулум развит в большей степени, чем цистерноидный, и сосредоточен на микропилярном полюсе клетки; в остальных ее участках сеть трубочек более редкая. Диктиосомы встречаются чаще, чем в яйцеклетке, но аппарат Гольджи также можно охарактеризовать как имеющий невысокую активность, хотя в одном зародышевом мешке отмечен гиперактивный аппарат Гольджи. В отличие от яйцеклетки в цитоплазме синергид митохондрии занимают меньший парциальный объем (4 %) и имеют к тому же несколько иное строение: матрикс электронно-плотный, кристы многочисленные. Пластиды (1.3 %) в синергидах, как и в яйцеклетке, приурочены к «ядрышкоподобным» структурам и имеют такую же морфологию, как пластиды яйцеклетки. Многочисленны мелкие липидные капли (1 %). Нитчатый аппарат в синергидах отсутствует.

В центральной клетке завершается слияние полярных ядер, образовавшееся ядро приблизительно в 5 раз крупнее, чем ядра клеток яйцевого аппарата, локализовано в центре клетки и окружено цитоплазмой. Центральная вакуоль отсутствует. По периферии клетки располагаются довольно крупные вакуоли, а многочисленные вакуоли разных размеров — в глубине цитоплазмы. Плотность распределения рибосом в центральной клетке ниже, чем в синергидах и тем более в яйцеклетке. ЭР состоит из небольшого числа длинных узких цистерн. Трубчатый ЭР не формируется. Аппарат Гольджи имеет приблизительно такую же активность, как и в синергидах. Митохондрии (4.5 %) имеют плотный матрикс и развитую систему крист. Пластиды (5.6 %) преимущественно ассоциированы с «ядрышкоподобными» структурами (табл. II, *3*). Парциальный объем липидных капель значительный (6.8 %).

Антиподальный аппарат состоит из 3 клеток, дифференцированных различным образом, при этом одна из клеток подобна яйцеклетке, а две другие — синергидам. Оболочки клеток, так же как в клетках яйцевого аппарата, более толстые в базальной части и очень тонкие в апикальной. Антипода, подобная яйцеклетке, в своей нижней части содержит крупную центральную вакуоль, ядро и цитоплазма занимают ее верхнюю часть. Гиалоплазма насыщена рибосомами. В цитоплазме преобладают митохондрии (11 %) (табл. III, *1*), меньше пластид (4.5 %), ЭР (цистерноидный) и аппарат Гольджи слабо развиты. Липидных капель немного (0.2 %). В антиподах, подобных синергидам, крупная центральная вакуоль отсутствует. Ядро располагается приблизительно в центре. Плотность распределения рибосом ниже, чем в антиподе, подобной яйцеклетке, она такая же, как в синергидах. Основной компонент цитоплазмы синергидоподобных антипод — трубчатый ЭР (табл. III, *2*). Он занимает почти всю цитоплазму, свободную от других органелл, вакуолей и липидных капель. В этих клетках его дифференциация протекает интенсивнее, чем в синергидах. Узкие длинные цистерны ЭР немногочисленны. Парциальный объем митохондрий в цитоплазме — 2.5, пластид — 1.3, липидных капель — 0.5 %. Выросты оболочки в синергидоподобных антиподах не образуются.

3-я стадия. Зародышевый мешок перед оплодотворением.

Изменения ультраструктуры клеток на 3-й стадии (табл. 1, *3*) по сравнению со 2-й менее значительны, чем на второй по сравнению с первой.

На этой стадии клетки яйцевого и антиподального аппаратов на апикальных полюсах ограничены одной плазмалеммой, полисахаридная оболочка здесь полностью резорбируется. Ни в одной из клеток зародышевого мешка «ядрышкоподобные» структуры в цитоплазме не обнаружены. Во всех клетках увеличивается плотность распределения рибосом, особенно сильно в центральной клетке, на этой стадии их становится так же много, как и в других клетках зародышевого мешка. В синергидах увеличивается парциальный объем трубчатого ретикулума, его элементы густо и равномерно распределяются по цитоплазме. В некоторых зародышевых мешках наблюдаются элементы трубчатого ЭР и в центральной клетке.

4-я стадия. Зародышевый мешок после оплодотворения.

Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через одну из синергид. На ранних этапах развития зародышевого мешка после оплодотворения видимых изменений в ультраструктуре его клеток не происходит.

Обсуждение результатов

Как показало проведенное исследование, для зрелого зародышевого мешка *R. hirta* характерен дифференцированный яйцевой аппарат. В зрелом зародышевом мешке в яйцеклетке основными органеллами цитоплазмы являются митохондрии, пластид меньше, чем митохондрий, цистерны ЭР немногочисленны, аппарат Гольджи имеет низкую активность. В синергидах плотность распределения митохондрий и пластид значительно ниже, чем в яйцеклетке, активность аппарата Гольджи на большем протяжении жизнедеятельности синергид умеренная. В отличие от яйцеклетки в синергидах основной объем цитоплазмы занимает эндоплазматический ретикулум, представленный трубчатой формой. Можно считать, что для *R. hirta* характерно типичное строение цитоплазмы яйцеклетки и синергид с чертами, свойственными цитоплазме этих клеток многих растений (Банникова, Плющ, 1982). Вместе с тем обращает на себя внимание более сильное развитие в синергидах трубчатого ЭР, чем цистерноидного, тогда как у подавляющего большинства покрытосеменных в синергидах ЭР, как правило, представлен в основном цистерноидной формой. Различие в форме ЭР может иметь принципиальное значение в зависимости от того, с какой из функций синергид связано присутствие в них множественных элементов ЭР, так как в цистерноидном и трубчатом ЭР синтезируются разные вещества: в цистерноидном — белки, в трубчатом — липофильные вещества, что может обусловливать различную метаболическую и соответственно функциональную направленность жизнедеятельности клетки. Наличие в синергидах обильного трубчатого ретикулума кроме *R. hirta* мы наблюдали также у *Crepis tectorum* (Плющ и др., 1986). Другая форма ретикулума — цистерноидная — характерна, как уже отмечалось, для большинства покрытосеменных. Иными словами, можно выделить синергиды с цистерноидным ЭР и синергиды с трубчатым ЭР.

Попытаемся определить, с какой из функций синергид сопряжено развитие в них эндоплазматического ретикулума и какое значение имеет форма ретикулума, т. е. означает ли наличие в синергидах различных форм ретикулума выполнение ими различных функций, как это характерно для многих других специализированных клеток, в которых их функция определяет и преобладающую форму ретикулума, например цистерноидную в протеиногенных клетках растений, трубчатую — в эфирно-масляных (Васильев, 1977).

Как известно, основные направления функционирования синергид связаны с их участием в процессе оплодотворения и обеспечением условий жизнедеятельности яйцеклетки. Имея в виду участие синергид в процессе оплодотворения, предполагают, что наличие в синергидах развитого ЭР связано с синтезом хемотропно-активных по отношению к пыльцевым трубкам веществ (Плиско, 1977а, б). Однако ранее нами вслед за Fougère-Rifot (1975) была предпринята попытка обосновать иное представление, по которому синтез хемотропно-активных веществ, имеющих липидную природу, приурочен к мембранам оболочек митохондрий, пластид, ядра и начинается в период так называемой дегенерации (трансформации) синергиды, принимающей пыльцевую трубку, а значит, происходит только в одной синергиде (Плющ, 1988), т. е. синтез хемотропно-активных веществ в синергидах не приурочен к ЭР, развитому в обеих синергидах. Кроме того, присутствие и в сохраняющейся синергиде в течение какого-то периода времени развитого ЭР также подтверждает точку зрения, что наличие в этих клетках ЭР не обусловлено синтезом хемотропно-активных веществ. Оно связано скорее с какими-то иными процессами и может иметь отношение к функционированию синергид в связи с обеспечением жизнедеятельности яйцеклетки. Считают, что синергиды выполняют роль «питающих» клеток по отношению к яйцеклетке, т. е. активно абсорбируют вещества из клеток семяпочки (Jensen, 1965; Schulz, Jensen, 1968; Vijayaraghavan et al., 1972; Newcomb, 1973; Jalouzot, 1975; Maze, Lin, 1975) и, возможно, секретируют гидролитические ферменты в эти клетки (Chao, 1971). Для подтверждения последнего предположения, как и других, требуются специальные исследования, однако уже сейчас можно отметить, что в наших электронно-микроскопических исследованиях зародышевого мешка и близлежащих тканей семяпочки ряда покрытосеменных мы не наблюдали признаков лизиса соматических клеток вблизи микропиле. Их структура, как правило, интактна и подобна ультраструктуре прилегающих к ним клеток. Кроме того, синтез гидролаз может происходить только в цистерноидном ЭР, и развитие трубчатого ЭР в синергидах не может обусловливаться этим процессом. Вероятно, более правильно считать, что значительное развитие ЭР в синергидах связано с участием его в трансформации веществ, поступивших в синергиды из тканей семяпочки через нитчатый аппарат. И только в этом случае можно объяснить преобладание в синергидах разных растений разных форм ретикулума. Можно допустить, что у тех растений, для синергид которых характерен цистерноидный ЭР, эти клетки абсорбируют из семяпочки преимущественно низкомолекулярные предшественники белковых веществ, а у тех растений, для синергид которых характерен трубчатый ЭР, в синергиды поступают вещества липидной природы. Подтверждением тому, что среди метаболитов, поступающих в зародышевый мешок, у разных растений преобладают разные вещества — белки, липиды или углеводы и что ультраструктура клеток зародышевого мешка в значительной мере, если не в первую очередь, является отражением метаболизма, характерного для зародышевого мешка в целом, а значит, и семяпочки, служит аналогичное у многих растений развитие определенной формы ЭР как в синергидах, так и в антиподах. Так, например, у тех растений, у которых в синергидах развит цистерноидный ЭР, он же характерен и для антипод (*Scilla sibirica*, *Convallaria majalis* и др.). У растений, в синергидах которых преобладает трубчатый ЭР, он же преобладает и в антиподах (*Crepis tectorum*, *Rudbeckia hirta*). И, наконец, исследованы виды со слабо дифференцированным яйцевым аппаратом, который, как правило, характеризуется отсутствием или наличием минимального числа элементов ЭР — это *Lilium regale*, *L. candidum*, *Peperomia blanda*. У этих растений и в антиподах (или латеральных клетках, как у *P. blanda*) ЭР практически отсутствует. Исключение составляет *Gagea lutea*, у которого в клетках яйцевого аппарата малочисленные цистерны ЭР, но в одной из антипод, правда, не в нижней, а в верхней, хорошо развит трубчатый ЭР. Основная функция антипод, как считают многие авторы, связана именно с абсорбцией веществ из тканей семяпочки. Но поскольку наиболее активный рост зародышевого мешка происходит на полюсах, то и метаболиты должны поступать в него прежде всего через полярные клетки и не только халазального полюса (антиподы), к которому близко прилегает проводящий пучок семяпочки, но и микропилярного (синергиды; а яйцеклетка занимает латеральное положение по отношению к микропиле). Таким образом, совпадение форм ретикулума в синергидах и антиподах зародышевого мешка можно рассматривать как результат сходства функции ЭР в этих полярно расположенных клетках и одновременно как подтверждение того, что значительное развитие ЭР в синергидах независимо цистерноидной или трубчатой формы связано с необходимостью трансформации метаболитов, поступивших в эти клетки из семяпочки прежде, чем они будут переданы в яйцеклетку.

Если исходить из позиции, что ультраструктура клеток зародышевого мешка действительно в значительной мере определяется метаболизмом семяпочки, а он может быть различным у разных растений (в нем могут преобладать реакции или белкового обмена, или липидного, или углеводного), то тогда и проясняется изложенный нами ранее тезис о том, что в ультраструктуре различных клеток зародышевого мешка одного растения преобладают видоспецифические признаки, а не признаки, определяющие специфику функционирования клеток. К сожалению, в настоящее время нет четких представлений о том, какие именно признаки ультраструктуры должны характеризовать функциональную специализацию клеток зародышевого мешка. Что касается синергид, то мы, вероятно, правильно определяем основные направления их деятельности, однако каким образом синергиды выполняют свои функции — на этот счет существуют только гипотезы. На основании имеющихся данных мы пытаемся обосновать гипотезу о том, что участие синергид в процессе оплодотворения у большинства растений связано с трансформацией одной из синергид перед вхождением в нее пыльцевой трубки. Эту функцию выполняют синергиды и у тех растений, у которых ЭР в синергидах не развит. Наличие в синергидах развитого ЭР трубчатой или цистерноидной формы, вероятно, связано не с секрецией каких-либо веществ, синтезируемых в ретикулуме, а с метаболизацией веществ, уже поступивших в синергиды, с их последующей передачей в яйцеклетку, т. е. таким образом синергиды участвуют в процессах жизнеобеспечения яйцеклетки.

Особый интерес вызывает ультраструктура антиподального аппарата *R. hirta*. В литературе по эмбриологии видов рода *Rudbeckia* указывается, что одна из антипод подобна яйцеклетке (см. Солнцева, 1973). Электронно-микроскопические данные свидетельствуют, что не только одна из антипод подобна яйцеклетке, но в целом антиподальный аппарат по дифференциации составляющих его клеток подобен яйцевому аппарату. В антиподальном аппарате *R. hirta* одна из клеток подобна яйцеклетке, две другие — синергидам. При этом признаки подобия относятся к поляризации клеток, строению их оболочек, структуре цитоплазмы. Как уже указывалось, антиподы *R. hirta*, так же как клетки яйцевого аппарата, в зрелом зародышевом мешке имеют неполные полисахаридные оболочки. Они присутствуют только в базальной части клетки, в апикальной зоне полисахаридные оболочки отсутствуют, здесь клетки окружены одними плазмалеммами. Полярность яйцеклеткоподобной антиподы такая же, как и яйцеклетки. В ней ядро и бо́льшая часть цитоплазмы расположены в апикальной части, а базальную часть клетки занимает центральная вакуоль. В двух других антиподах ядра располагаются в центре клетки, как и в синергидах. Наиболее удивительно подобие ультраструктуры цитоплазмы антипод и клеток яйцевого аппарата. В яйцеклеткоподобной антиподе преобладающими органеллами цитоплазмы являются митохондрии и пластиды, в двух других антиподах, подобных синергидам, основной компонент цитоплазмы — трубчатый ЭР. Такое подобие антиподального аппарата яйцевому поражает. Кажется, что оно предполагает возможность оплодотворения яйцеклеткоподобной антиподы. Подтверждение этому можно найти в литературе. У видов рода *Rudbeckia* описано развитие антиподального зародыша (Солнцева, 1987). Правда, антиподальные зародыши могут быть и апомиктичными. Однако структура антипод свидетельствует о возможности осуществления именно полового процесса.

В связи с этими данными по антиподам *R. hirta* следует привести аналогичные данные по антиподам других видов, которые пока, однако, крайне малочисленны. Так, отсутствие полисахаридной оболочки на апикальных концах антипод отмечено у *Delphinium camptocarpum* (Belyaeva, 1983). У *Ulmus laevis* имеются две группы антиподальных клеток, которые различаются по своей ультраструктуре, при этом верхняя группа антипод, состоящая из 3 клеток, подобна клеткам яйцевого аппарата, которые у *U. laevis* слабо дифференцированы. У видов рода *Ulmus*, согласно данным литературы (Ekdahl, 1941), как у видов рода *Rudbeckia*, обнаружены антиподальные зародыши. У *Lilium regale* (Плющ, 1987) описано подобие ультраструктуры цитоплазмы антипод и клеток яйцевого аппарата (яйцевой аппарат не дифференцирован). У этого растения не наблюдали антиподальных зародышей, однако на основании светооптических данных у видов рода *Lilium* предполагается оплодотворение антипод (Кравец, 1987). Антиподы, сходные по своей ультраструктуре и полярности с клетками яйцевого аппарата, характерны и для *Adoxa moschatellina* (Плющ, Банникова, 1989).

Таким образом, данные по ультраструктуре антипод заставляют вспомнить старые представления об эквипотенциальности клеток зародышевого мешка, согласно которым все они, в том числе и антиподы, являются потенциальными гаметами. Эти представления до настоящего времени носили в основном гипотетический характер, и новые данные по ультраструктуре антипод подтверждают их. Одновременно они поднимают «статус антипод». В течение продолжительного периода существования эмбриологии антиподы многими авторами рассматривались прежде всего как «питающие» клетки (см. Жукова, Соколовская, 1977; Willemse, Went, 1984), которые осуществляют абсорбцию метаболитов из тканей семяпочки, возможно, их трансформацию и передачу другим клеткам гаметофита. Предполагается также секреция антиподами гидролитических ферментов для лизиса прилегающих к антиподам клеток нуцеллуса или интегумента с последующей абсорбцией антиподами содержимого этих клеток. Теперь, вероятно, следует иметь в виду еще одну функцию антипод — возможность принятия ими у некоторых видов на себя функции яйцевого аппарата, при этом, очевидно, с оплодотворением одной из антипод, т. е. осуществлением в антиподальном аппарате процесса оплодотворения. Электронно-микроскопические данные, свидетельствующие об оплодотворении антипод, пока отсутствуют и, вероятно, наиболее перспективными для исследования в этом направлении являются халазогамные растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Плющ Т. А. Ультраструктура яйцевого аппарата зародышевого мешка покрытосеменных растений // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39, № 6. С. 81—87. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 207 с. — *Жукова Г. Я., Соколовская Т. Б.* Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 11. С. 1600—1611. — *Киселева Е. В., Шилов А. Г., Христолюбова Н. Г.* Методы оценки основных стереологических параметров // Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск (Ротапринт Ин-та цитологии и генетики СО АН СССР), 1974. С. 33—53. — *Кравец Е. А.* Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium* (Tourn.) L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1977. 16 с. — *Плиско М. А.* Ультраструктура синергид у *Calendula officinalis* L. в начальный период их развития (до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок) // Бот. журн. 1977а. Т. 62, № 2. С. 161—172. — *Плиско М. А.* Ультраструктура синергид в семязачатках *Calendula officinalis* (*Asteraceae*) после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок // Бот. журн. 1977б. Т. 62, № 11. С. 1612—1619. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum* (*Liliaceae*) до оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 651—657. — *Плющ Т. А.* К вопросу о функциях синергид покрытосеменных // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1140—1146. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Tamarix kotschyi* Bunge (*Tamaricaceae*) до и после оплодотворения // Укр. ботан. журн. 1989. Т. 46, № 1. С. 64—69. — *Плющ Т. А., Банникова В. П.* Ультраструктура зародышевого мешка и оплодотворение у *Adoxa moschatellina* (*Adoxaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 59—65. — *Плющ Т. А., Банникова В. П., Гвилава М. Н.* Морфометрический анализ ультраструктуры цитоплазмы клеток зародышевого мешка *Crepis tectorum* (*Asteraceae*), *Epilobium hirsutum* (*Onagraceae*), *Peperomia blanda* (*Piperaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 1074—1079. — *Плющ Т. А., Банникова В. П., Главацкая О. М.* Ультраструктура зародышевого мешка *Crepis tectorum* L. до и после оплодотворения // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 6. С. 15—21. — *Солнцева М. П.* Семигамия и оплодотворение у *Rudbeckia laciniata* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1261—1277. — *Солнцева М. П.* Сем. *Asteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых. Л.: Наука, 1987. Т. 4. С. 318—331. — *Belyaeva N. S.* Ultrastructure of chalazal end cells of ovule of *Delphinium* before fertilization // Proceed. VII Int. Cytoembr. Symp. Bratislava, 1983. P. 189—193. — *Chao C.-Y.* A periodic acid-Schiff's substance related to the directional growth of pollen tube into embryo sac in *Paspalum* ovules // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58, N 7. P. 649—654. — *Ekdahl I.* Die Entwicklung von Embryosack und Embryo bei *Ulmus glabra* Huds. // Svensk Bot. Tidskr. 1941. Bd 35, Hf 2. S. 143—156. — *Fougère-Rifot M.* L'édification de l'appareil filiforme et l'évolution cytoplasmique des synergides du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1975. T. 280 D, N 21. P. 2445—2447. — *Jalouzot M. F.* Aspects ultrastructuraux du sac embryonnaire d'*Oenothera lamarckiana* // C. R. Acad. Sci. Paris. 1975. T. 281 D, N 18. P. 1305—1308. — *Jensen W. A.* The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52, N 3. P. 238—256. — *Maze J., Lin S.-C.* A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri* // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 24. P. 2958—2977. — *Newcomb W.* The develop-

ment of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, N 5. P. 863—878. — *Schulz S. R.*, *Jensen W. A.*, *Capsella* embryogenesis: the synergids before and after fertilization // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55, N 5. P. 541—552. — *Vijayaraghavan M. R.*, *Jensen W. A.*, *Ashton M. E.* Synergids of *Aquilegia formosa* — their histochemistry and ultrastructure // Phytomorphology. 1972. Vol. 22, N 2. P. 144—159. — *Willemse M. T. M.*, *Went J. L. van.* The female gametophyte. // Embryology of Angiosperms. (Ed. Johri B. M.) Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 159—196.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 27 V 1988.

SUMMARY

Embryo sac ultrastructure in *Rudbeckia hirta* has been studied at three stages of development before fertilization and immediately there after. Originally, the cells of the egg apparatus resemble each other and possess intact polysaccharide cell walls. In the course of the embryo sac development, the ultrastructural differentiation of cells in egg apparatus takes pplace, while polysaccharide cell walls around the apical parts of cells are resorbed. The dominant organelles of the egg cytoplasm in mature embryo sac are mitochondria; plastids are less numerous; the cisternae of the endoplasmic reticulum are few in number and the activity of the Goldgi apparatus is low. In the synergides the frequency of mitochondria and plastids is much lower than in the egg whereas the activity of the Goldgi apparatus is moderate at the stages studied. Unlike the egg, the major part of synergide cytoplasm is occupied by tubular endoplasmic reticulum. Antipodal apparatus of mature embryo sac is comprised of three cells variously differentiated: one cell appears similar to the egg cell while the other two look like synergides. The similarity concerns cell polarity, cell wall and cytoplasm structure. Pollen tube enters embryo sac through one of the synergides. There are no notable changes of cell ultrastructure just after fertilization. The problems of morphological similarity of the egg and antipodal apparatuses and the functional role of endoplasmic reticulum of synergides are discussed. A comparison of fine structure *of R. hirta* embryo sac with that of the other plants having the embryo sac of *Fritillaria*-type is given.

УДК 005 : 01 : 581.9

Г. С. Розенберг

АНАЛИЗ ЦИТИРУЕМОСТИ РАБОТ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ГЕОБОТАНИКОВ

G. S. ROZENBERG. ANALYSIS OF SCIENTIFIC WORK'S CITATION OF SOVIET GEOBOTANISTS

На основе «Science Citation Index» (SCI) рассмотрена цитируемость работ отечественных геоботаников и, для сравнения, ряда зарубежных ученых. Этот анализ позволяет оценить меру научной активности отдельных исследователей, выявить наиболее цитируемые работы по фитоценологии и косвенно оценить актуальность тех или иных геоботанических проблем.

В начале 50-х годов американский исследователь науки Ю. Гарфилд (Eugene Garfield) создал Институт научной информации (ISI) в Филадельфии (США), который взял на себя труд по анализу цитируемости научных работ и скорейшей информации научного сообщества о публикуемых научных разработках. Главным изданием этого института стал «Science Citation Index» (SCI), выпускаемый еженедельно и объединяемый в двухмесячные, ежегодные и пятилетние выпуски. При отлаженной системе учета цитируемости и весьма широком охвате периодических научных изданий (более 1500 научных журналов) частота цитирования может рассматриваться как своеобразная мера исследовательской активности ученого, важности и актуальности тех проблем, над которыми он работает (Garfield, 1977). Так, например, среди 100 наиболее цитируемых работ в области естественных наук за последние 30 лет (в среднем — 900 ссылок) — статьи десяти Нобелевских лауреатов (Garfield, 1988). Все это делает интересным оценку цитируемости работ советских геоботаников в сравнении с ведущими фитоценологами мира; такое исследование следует рассматривать как развитие наукометрического анализа геоботаники, осуществленного ранее (Розенберг, 1979; Миркин и др., 1980).

Прежде чем перейти к обсуждению полученных результатов отметим некоторые особенности SCI. Цитирование в этом издании идет по первому автору (т. е. соавторы работы в число цитируемых не попадают). Второй особенностью (в известной степени уже традиционной для зарубежных исследователей) является слабая представленность советских журналов и, следовательно, существенно заниженные показатели цитируемости отечественных ученых. Так, число советских журналов, сканированных SCI в 1966 г., равнялось 35 (т. е. 8—9 место и всего 2.3 % от общего числа; Налимов, Мульченко, 1969) — это в 20 раз меньше, чем журналов США, хотя число издаваемых у нас научных журналов меньше, чем в США в 2.5 раза (Маршакова, 1988). Еще хуже обстоит дело с цитированием биологических изданий. Так, до начала 70-х годов из советских изданий биологического (геоботанического) профиля анализировались только «Доклады АН СССР», «Доклады ВАСХНИЛ»; эпизодически упоминаются «Журнал общей биологии», «Известия АН СССР. Сер. биологическая» и «Известия» Академий наук ряда союзных республик. Позже появляются «Биологические науки», «Бюллетень МОИП. Отдел биологический», «Украинский ботанический журнал». Парадоксально, но факт, что среди анализируемых в SCI изданий нет «Ботанического журнала» и «Экологии» (последнее особенно удивительно, так как «Экология» переводится на английский язык в США).

Все это приводит к тому, что «преимущество» среди советских авторов получают те, которые достаточно активно публикуют свои работы за рубежом, и здесь особо следует отметить орган международной геоботанической ассоциации «Vegetatio». Публикации в этом журнале сразу привлекают внимание научной общественности и кроме всего прочего служат целям популяризации работ советских исследователей. Так, например, статья В. М. Понятовской (Ponyatovskaya, 1961) в этом журнале, широко цитируемая в 60-х годах Р. Уиттекером, Р. Макинтошем, Р. Бэкингом и др., в значительной степени способствовала пропаганде на западе идей Л. Г. Раменского, чье лидирующее положение в развитии учения о непрерывности растительного покрова сегодня признано во всем мире.

Еще один недостаток SCI связан с переводом фамилий отечественных ученых на английский язык. Так, работы В. В. Мазинга встречаются под фамилиями V. V. Masing и V. V. Mazing (естественно, что при компьютерной обработке списков цитирования это воспринимается как два разных ученых). Аналогично «разделены» работы и Э. Пилу, которая в ряде статей цитируется как E. C. Pielou, а в других — E. Pielou. С другой стороны, под распространенной фамилией А. Г. Воронов или В. И. Матвеев фигурируют несколько ученых (и геоботаники, и специалисты по теории управления и пр.) — и в этом случае машинный анализ SCI будет давать искажения. Как это ни парадоксально, но приходится констатировать, что скрупулезный анализ цитирования специалистом в этой области «вручную» оказывается наиболее информативным.

Для анализа цитируемости работ отечественных фитоценологов прежде всего необходимо было составить список наиболее активных ученых-геоботаников. Для этого было использовано издание «Всесоюзное ботаническое общество. Справочник, 1978», в которое включены сведения о 6800 членах ВБО на 1 I 1977 г. Среди них специальность «геоботаник» или «фитоценолог» (по собственной оценке) указали 1129 человек (см. Миркин и др., 1980). Из этих специалистов было отобрано 122 доктора наук. Дальнейшее изменение списка шло в двух направлениях: было принято ограничение по возрасту —65 лет (т. е. учитывались только те доктора наук, которые родились после 1923 г.) и добавлены в список наиболее крупные геоботаники старшего поколения (13 человек — академики Сукачев В. Н., Лавренко Е. М., Сочава В. Б., академик АН КазССР Быков Б. А., чл.-корр. АН СССР Шенников А. П., доктора наук Раменский Л. Г., Работнов Т. А., Родин Л. Е., Александрова В. Д., Ниценко А. А., Викторов С. В., Воронов А. Г., Горчаковский П. Л.) и «молодые» доктора наук, защитившиеся в 1977—1988 годах (8 человек). В результате всех этих операций список включенных в анализ отечественных геоботаников составил 58 человек. Значительно более субъективно была подобрана группа из 14 зарубежных ученых для сравнительного анализа, хотя она также включала как представителей старшего поколения фитоценологов (Й. Браун-Бланке, Х. Элленберг), так и молодых ученых (Л. Муцина), представителей различных научных школ и традиций (по Трассу, 1976) — англо-американской, французской, немецкой и чехословацкой.

В табл. 1 и 2 приведены данные по цитируемости работ отобранных авторов. Каждый столбик цифр, отнесенный к конкретному интервалу времени, представляет собой общее число цитированных работ, количество «самоцитирований» (т. е. ссылок на собственные работы), количество цитирований советскими исследователями и количество цитирований зарубежными учеными (естественно, что для зарубежных специалистов в табл. 2 последняя графа отсутствует).

Анализ цитирования зарубежных исследователей по табл. 2 (как наиболее полно представленный) позволил определить несомненного лидера геоботани-

ТАБЛИЦА 1

Цитируемость отечественных геоботаников за период 1955—1986 гг.
(пояснения в тексте)

ФИО	Год рождения	1955—1964	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	Всего за весь период
1. Агаханянц О. Е.	1927	1 — 1 —	1 — 1 —	—	3 — 3 —	3 — 2 1	2 — 2 —	—	10 — 9 1
2. Александрова В. Д.	1910	2 — 1 1	13 — 7 6	15 — 13 2	20 4 7 9	28 — 12 16	3 — 1 2	5 — 1 4	86 4 42 40
3. Бедарев С. А.	1929		1 — 1 —	—	—	—	—	—	1 — 1 —
4. Быков Б. А.	1910	3 — 2 1	—	2 — 2 —	8 — 4 4	8 — 6 2	1 — 1 —	—	22 — 15 7
5. Василевич В. И.	1935	2 1 — 1	8 — — 8	4 1 2 1	39 3 30 6	18 — 17 1	3 — 2 1	3 — 3 —	77 5 54 18
6. Викторов С. В.	1911	7 — 6 1	14 3 7 4	1 — 1 —	8 2 3 3	3 — 2 1	—	1 — 1 —	34 5 20 9
7. Виноградов Б. В.	1929	1 1 — —	4 1 2 1	16 4 3 9	19 7 7 5	45 22 18 5	—	7 — 5 2	92 35 35 22
8. Воронов А. Г.	1911	1 — 1 —	4 — 1 3	3 — 3 —	8 — 6 2	15 — 10 5	—	2 — 1 1	33 — 22 11
9. Гаджиев В. Д.	1928	1 — 1 —	—	—	—	—	—	—	1 — 1 —
10. Голуб В. Б.	1946					6 — 2 4	—	1 — 1 —	7 — 3 4
11. Голубев В. Н.	1926	1 1 — —	1 — — 1	2 — 2 —	4 — 3 1	3 — 3 —	3 — 2 1	1 — 1 —	15 1 11 3
12. Голубец М. А.	1930		1 — 1 —	—	—	—	1 — 1 —	1 — 1 —	3 — 3 —

ФИО	Год рождения	..5 1964	1965–1969	1970–1974	1975–1979	1980–1984	1985	1986	Всего за весь период
13. Гортинский Г. Б.	1936	1 — 1 —	—	—	1 — 1 —	1 — 1 —	1 — — 1	1 1 — —	5 1 3 1
14. Горчаковский П. Л.	1920	2 — 1 1	1 — — 1	1 — — 1	5 — — 5	8 — 1 7	2 — — 2	3 — — 3	22 — 2 20
15. Горшкова А. А.	1926				1 1 — —	3 — 3 —	1 — 1 —	—	5 1 4 —
16. Дидух Я. П.	1948					1 — 1 —	—	—	1 — 1 —
17. Дыренков С. А.	1937				2 — 2 —	4 — 1 3	—	—	6 — 3 3
18. Злобин Ю. А.	1932				1 — 1 —	3 2 1 —	—	1 — 1 —	5 2 3 —
19. Ипатов В. С.	1930			1 — — 1	3 — 3 —	9 — 1 8	1 — — 1	3 — 2 1	17 — 6 11
20. Исмаилов М. И.	1929	1 — 1 —	2 1 1 —	—	2 — 2 —	2 — 1 1	—	1 — 1 —	8 1 6 1
21. Комендар В. И.	1926			1 — — 1	1 — — 1	2 — — 2	—	—	4 — — 4
22. Кононов К. Е.	1933					1 — 1 —	—	—	1 — 1 —
23. Куркин К. А.	1921	1 — — 1	3 2 1 —	4 3 1 —	6 2 3 1	13 — 12 1	—	3 — 1 2	30 7 18 5
24. Лавренко Е. М.	1900	11 1 6 4	10 — 3 7	19 — 12 7	20 2 15 3	29 — 22 7	5 — 3 2	1 — 1 —	95 3 62 30
25. Лащинский Н. Н.	1926				1 — 1 —	1 — 1 —	—	—	2 — 2 —

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

ФИО	Год рождения	1955—1964	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	Всего за весь период
26. Любарский Е. Л.	1930	1 — — 1	—	—	1 — 1 —	2 — 2 —	—	—	4 — 3 1
27. Мазинг В. В.	1925		1 — 1 —	7 — 6 1	12 — 12 —	7 — — 7	1 — 1 —	2 — — 2	30 — 20 10
28. Малышев Л. И.	1931	1 — 1 —	—	2 — 1 1	—	17 3 8 6	1 — 1 —	1 — 1 —	22 3 12 7
29. Матвеев В. И.	1934		2 1 1 —	—	4 — 4 —	—	—	—	6 1 5 —
30. Минибаев Р. Г.	1931					1 — 1 —	—	1 — 1 —	2 — 2 —
31. Миркин Б. М.	1937			3 2 1 —	22 7 13 2	36 21 13 2	2 — 2 —	11 10 — 1	74 40 29 5
32. Ниценко А. А.	1910	1 — 1 —	—	—	3 — 3 —	8 — 8 —	—	—	12 — 12 —
33. Норин Б. Н.	1924			1 — 1 —	1 — 1 —	9 — 7 2	—	1 — 1 —	12 — 10 2
34. Нухимовский Е. Л.	1942			1 — 1 —	1 — 1 —	2 — 2 —	—	1 — 1 —	5 — 5 —
35. Парфенов В. И.	1934				2 1 1 —	—	—	—	2 1 1 —
36. Работнов Т. А.	1904	9 1 7 1	3 1 — 2	21 5 12 4	88 16 41 31	105 9 48 48	11 — 3 8	9 1 6 2	246 33 117 96
37. Раменский Л. Г.	1884	25 — 4 21	16 — 4 12	8 — 8 —	53 — 29 24	30 — 23 7	3 — — 3	4 — 2 2	139 — 70 69
38. Родин Л. Е.	1907	5 2 3 —	21 — 16 5	69 — 10 59	141 — 9 132	149 — 15 134	24 — 5 19	19 — 4 15	398 2 62 334

ФИО	Год рождения	1955—1964	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	Всего за весь период
39. Розенберг Г. С.	1949				6 2 4 —	3 1 2 —	1 — 1 —	—	10 3 7 —
40. Рустамов И. Г.	1929			1 — 1 —	—	—	—	—	1 — 1 —
41. Рысин Л. П.	1929				2 — 2 —	3 — 3 —	—	—	5 — 5 —
42. Сочава В. Б.	1905	7 — 4 3	4 — 2 2	1 — 1 —	16 — 16 —	—	—	1 — 1 —	29 — 24 5
43. Сукачев В. Н.	1880	96 4 62 30	37 2 22 13	28 — 26 2	74 — 50 24	67 — 62 5	14 — 9 5	6 — 4 2	322 6 235 81
44. Травлеев А. П.	1929	1 — 1 —	3 — — 3	—	2 — 1 1	—	1 — 1 —	—	7 — 3 4
45. Трасс Х.-В. Х.	1928			1 — 1 —	29 5 10 14	42 — 11 31	3 — — 3	2 — 1 1	77 5 23 49
46. Туганаев В. В.	1941				2 — — 2	2 — 1 1	—	1 — 1 —	5 — 2 3
47. Уранов А. А.	1901	2 — 2 —	2 — 1 1	—	12 — 11 1	27 — 22 5	1 — 1 —	1 — 1 —	45 — 38 7
48. Фрей Т. Э.-А.	1937				7 — 4 3	7 — — 7	3 — 1 2	—	17 — 5 12
49. Харин Н. Г.	1926		5 — 5 —	—	—	2 — — 2	—	—	7 — 5 2
50. Шарашова В. С.	1926		1 — 1 —	—	—	—	—	—	1 — 1 —
51. Шеляг-Сосонко Ю. Р.	1933				2 — 2 —	6 — 4 2	1 — — 1	—	9 — 6 3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

ФИО	Год рождения	1955—1964	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	Всего за весь период
52. Шенников А. П.	1888	10 — 8 2	3 — 2 1	3 — 2 1	9 — 8 1	13 — 13 —	1 — 1 —	—	39 — 34 5
53. Юрцев Б. А.	1932			15 — 7 8	12 — 4 8	31 — 17 14	6 — 1 5	—	64 — 29 35
54. Юсуфбеков Х. Ю.	1928		1 — 1 —	—	—	1 — 1 —	—	—	2 — 2 —

Примечание. Из включенных в анализ геоботаников по SCI не цитировались: Акимцева З. С. (1927), Восканян В. Е. (1932), Сапегин Л. М. (1935) и Семкин Б. И. (1938).

ТАБЛИЦА 2

Цитируемость зарубежных геоботаников за период 1955—1986 гг.
(пояснения в тексте)

ФИО	1955—1964	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	1955—1986
1. Braun-Blanquet J.	270 — 4	163 — —	180 2 1	261 — 8	267 — —	56 — —	43 — 2	1240 2 15
2. Ellenberg H.	72 — 1	106 10 —	113 — —	264 8 12	407 3 1	107 9 2	66 —	1135 30 17
3. Goodall D. W.	168 6 3	209 8 2	184 1 —	311 19 5	238 — 1	39 — —	39 — —	1188 34 11
4. Greig-Smith P.	91 16 2	177 2 1	267 — —	290 — 5	292 8 —	52 — 1	83 — 2	1252 26 11
5. Jurko A.	1 — —	—	—	5 — 1	53 14 —	—	—	59 14 1
6. Kershaw K. A.	60 27 2	77 5 —	195 23 2	340 41 2	484 48 1	41 — —	56 2 2	1253 146 9
7. McIntosh R.	16 6 —	54 9 —	94 11 2	110 11 5	149 4 3	43 5 —	36 — —	402 46 10
8. Moravec J.		8 1 —	46 3 1	92 10 —	76 8 —	12 2 —	16 1 —	250 25 1
9. Mucina L.					7 1 —	8 4 —	4 — 2	19 5 2

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

ФИО	1955—1964	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	1955—1986
10. Noy-Meir I.		2 1 —	60 20 —	246 16 2	211 8 1	52 — —	57 — —	728 45 3
11. Orloci L.	1 — —	40 8 —	172 18 —	343 18 1	316 6 —	52 — —	54 — —	978 50 1
12. Pielou E. C.	23 13 —	78 9 —	389 3 —	913 3 2	1360 8 2	233 — —	244 — —	3240 36 4
13. van der Maarel E.		13 3 —	23 — —	194 59 1	249 16 1	64 13 —	39 — —	582 91 2
14. Whittaker R. H.	186 54 1	316 98 —	648 30 —	1770 124 21	2075 12 14	355 — —	356 — 3	5656 318 39

ческой науки на протяжении последних 30 лет — это американский фитоценолог и эколог Роберт Уиттекер (Robert Whittaker), чьи работы ежегодно за этот период в среднем цитировались по 177 раз. По данным 1980—1984 гг., было процитировано 197 работ Уиттекера, т. е. каждая работа в среднем за этот период цитировалась 10 раз. Это очень высокие показатели, особенно в сравнении с большой группой известных фитоценологов, таких как К. Кершоу, П. Грейг-Смит, Й. Браун-Бланке, Д. Гудолл, Х. Элленберг, — цитируемость работ Р. Уиттекера в 5 (!) раз выше. Подчеркнем, что при указанном несовершенстве анализа цитирования в советских изданиях, Р. Уиттекер и здесь занимает первое место, хотя 39 ссылок — очень заниженное число.

Следующий, несколько неожиданный результат заключается в том, что второй по цитируемости стала Эвелин Пилу (Evelyn Pielou), которая оказалась почти в 3 раза более цитируемым автором, чем та же группа известных фитоценологов. А по одному показателю (средняя цитируемость одной работы за пятилетку с 1980 по 1984 гг.) Э. Пилу опередила Р. Уиттекера — каждая ее

ТАБЛИЦА 3

Десять наиболее цитируемых отечественных геоботаников

Общая цитируемость		Цитируемость за рубежом	
ФИО	Число ссылок	ФИО	Число ссылок
1. Родин Л. Е.	398 (2)	1. Родин Л. Е.	334
2. Сукачев В. Н.	322 (6)	2. Работнов Т. А.	96
3. Работнов Т. А.	246 (33)	3. Сукачев В. Н.	81
4. Раменский Л. Г.	139 (—)	4. Раменский Л. Г.	69
5. Лавренко Е. М.	95 (3)	5. Трасс Х. Х.	49
6. Виноградов Б. В.	92 (35)	6. Александрова В. Д.	40
7. Александрова В. Д.	86 (4)	7. Юрцев Б. А.	35
8. Трасс Х. Х.	77 (5)	8. Лавренко Е. М.	30
9. Василевич В. И.	77 (5)	9. Виноградов Б. В.	22
10. Миркин Б. М.	74 (40)	10. Горчаковский П. Л.	20

Примечание. В скобках отмечено число самоцитирований.

работа за этот период цитировалась в среднем 20 раз. Неожиданность этого результата связана хотя бы с тем, что в очень авторитетной книге Х. Х. Трасса (1976) по истории развития геоботаники вообще нет ни одной ссылки на работы Э. Пилу. Возможно, это следует объяснить тем, что работы Э. Пилу имеют бóльшую «экологическую окраску» и насыщены более сложным (чем, например, традиционная статистика) математическим аппаратом. Однако первая монография (Pielou, 1969) исправно цитируется геоботаниками, особенно тяготеющими к количественным методам анализа растительности, и ей не хватило совсем немного ссылок для того, чтобы попасть в число 100 наиболее цитируемых работ по данным Ю. Гарфилда (см. ниже табл. 5).

В табл. 3 показаны наиболее цитируемые отечественные геоботаники. Существенно более низкий показатель цитируемости связан, как отмечалось выше, с малой представленностью в SCI советских периодических научных изданий, публикующих работы по фитоценологии. Но и на этом уровне выделяются четыре ученых, цитируемость которых превышает 100 ссылок, — Л. Е. Родин, который совместно с Н. И. Базилевич дал общую картину динамики и круговорота органического вещества в основных типах растительности Земли, создатель учения о биогеоценозе В. Н. Сукачев, Т. А. Работнов, внесший существенный вклад в изучение флуктуационной изменчивости и ценопопуляционный анализ растительного покрова, и Л. Г. Раменский, заложивший основы концепции непрерывности растительности. Монография Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (Rodin, Bazilevich, 1967) была издана за рубежом и вызвала живой интерес, о чем свидетельствуют ежегодные в среднем 10 ссылок на эту работу (см. далее табл. 5). Статьи Т. А. Работнова публиковались в журнале «Vegetatio», в «Handbook of Vegetation Science», за рубежом были изданы подготовленные Т. А. Работновым библиографии работ по проблемам ценопопуляций (Rabotnov, 1980, 1981) — все это привело к заметному росту интереса к его работам.

Как удивительный можно отметить факт низкой цитируемости работ В. Б. Сочавы (18 место), однако это объясняется тем, что с начала 60-х годов он возглавил Институт географии Сибири и Дальнего Востока и основные свои работы публиковал в «Докладах» этого института, которые также, к сожалению, не анализировались в SCI.

Завершая обсуждение табл. 3, укажем на высокую корреляцию между общей цитируемостью и цитируемостью зарубежными авторами: коэффициент ранговой корреляции по всем авторам $\rho = 0.78 \pm 0.15$. Этот достаточно тривиальный вывод должен интерпретироваться как «переход количества в качество»:

ТАБЛИЦА 4

Число цитирований одной работы в год

ФИО	Число цитированных работ за 1980—1984 гг.	Число ссылок на одну работу	
		за 1985 г.	за 1986 г.
1. Braun-Blanquet J.	105	0.5	0.4
2. Ellenberg H.	126	0.8	0.5
3. Goodall D.	93	0.4	0.4
4. Greig-Smith P.	35	1.5	2.4
5. McIntosh R.	39	1.1	0.9
6. Noy-Meir I.	35	1.5	1.6
7. Orloci L.	55	1.0	1.0
Среднее число ссылок на одну работу		0.95	1.05

чем больше опубликовано статей в «солидных» научных изданиях, тем больше шансов привлечь внимание научного сообщества.

Представляет интерес оценка степени репрезентативности и достоверности полученных результатов для отечественных геоботаников и, по-возможности, введение некоторых «поправочных коэффициентов», позволяющих оценить степени «дискриминации» в SCI советской научной литературы по проблемам фитоценологии. Естественно, что проделать подобную работу для каждого из включенных в анализ ученого не представляется возможным, а по тем авторам, по которым имеются библиографические списки, она затруднена в силу того, что не во всех списках указывается истинная последовательность соавторов (как отмечалось выше, этот показатель очень важен при работе с SCI).

Прежде всего отметим, что для зарубежных авторов (за исключением явных «лидеров» — Р. Уиттекера и Э. Пилу) каждая работа цитируется в среднем один раз в году (см. табл. 4); эту величину можно принять в качестве характерной для геоботанических работ. Учитывая динамику публикаций (по первому автору) на 1986 г., число ссылок на работы Б. М. Миркина (общее число — 132; Литвиненко и др., 1987) можно оценить в 1500,[1] а на работы Г. С. Розенберга (общее число — 22; учитываются только монографии и оригинальные статьи в центральных журналах) — в 200 ссылок; таким образом, цитирование в SCI составляет, примерно, 1/20 часть. Аналогичный расчет цитирования работ Т. А. Работнова (Губанов, 1975) дает величину 5500, А. А. Уранова (Шорина, Дервиз-Соколова, 1971) — 800, А. Г. Воронова (Дроздов, Мяло, 1981) — 800; сравнивая с цитируемостью этих авторов в табл. 1, получаем, что рассчитанные значения больше реальных соответственно в 22, 18 и 24 раза. Библиография работ Л. Г. Раменского (Работнов, 1953) содержит несколько более 60 работ (неточность связана с тем, что не учтены статьи Л. Г. Раменского в «Большой советской энциклопедии»). Таким образом, оценка числа ссылок на работы Л. Г. Раменского за 32 года дает величину 1920, что примерно в 15 раз выше величины в SCI. Все это позволяет сделать вывод, что на сегодняшний день поправочный коэффициент К=20 более или менее точно отражает долю цитирований в SCI отечественных геоботаников.

Работа с SCI позволяет определить и наиболее существенные для геоботанической науки публикации — «Citation Classics» по определению Ю. Гарфилда (см. табл. 5). Здесь явным лидером является монография Э. Пилу «Введение в математическую экологию», изданная в 1969 г. За ней следует монография П. Грейг-Смита «Количественная экология растений» (1964), которая в 1967 г. была переведена у нас в стране и оказала существенное влияние на развитие количественных исследований растительности отечественными геоботаниками. Среди статей «лидером» является работа Р. Уиттекера и П. Фини об аллелохимических взаимодействиях видов в журнале «Science» за 1971 г. Несколько меньше (учитывая, кроме того, и более ранний срок публикации) цитируется статья Э. Пилу об измерении разнообразия, вышедшая в 1966 г.

Анализ наиболее «важных» геоботанических работ по числу ссылок на них позволяет и качественно сравнивать сходные по содержанию работы. Так, цитируемость монографии П. Грейг-Смита более чем в 2 раза выше цитируемости (даже двух изданий) одновременно вышедшей монографии К. Кершоу, а среди книг Э. Пилу наименьшей популярностью пользуется «Экология популяций и сообществ». Интересно отметить, что даже без монографии Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич цитируемость работ Л. Е. Родина остается очень высокой (168 ссылок) и он прочно занимает место в тройке наиболее цитируемых отечественных геоботаников.

---

[1] Динамика работ Миркина по пятилеткам выглядит так: до 1969 г. — 19, 1970—1974 гг. — 49, 1975—1979 гг. — 73, 1980—1984 гг. — 110, 1985 г. — 119 и 1986 г. — 132. Таким образом, теоретическое общее число цитирований будет: $5\cdot(19+49+73+110)+119+132=1506$.

ТАБЛИЦА 5

Динамика цитирования наиболее важных геоботанических работ

Автор и название работы	1965—1969	1970—1974	1975—1979	1980—1984	1985	1986	1965—1986
1. Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. 1964.	83	148	158	147	21	21	578
2. Kershaw K. A. Quantitative and Dynamic Plant Ecology.							
(Ed. 1), 1964.	17	38	37	28	5	3	128
(Ed. 2), 1973.			38	92	10	12	152
3. Orloci L. Geometric models in ecology. — J. Ecol., 1966.	23	61	66	27	4	4	185
4. Orloci L. Multivariate Analysis in Vegetation Research. 1975.			43	126	16	26	211
5. Pielou E. C. The measurement of diversity. . . — J. Theoret. Biol., 1966.	16	80	144	141	19	21	421
6. Pielou E. C. An Introduction to Mathematical Ecology. 1969.		143	379	274	48	23	867
7. Pielou E. C. Population and Community Ecology. 1974.			39	79	17	21	156
8. Pielou E. C. Ecology Diversity. 1975.			77	219	27	39	326
9. Pielou E. C. Mathematical Ecology. 1977.				291	56	57	404
10. Rodin L. E., Bazilevich N. I. Production and Mineral Cicling in Terrestrial Vegetation. 1967.		36	80	93	13	8	230
11. Whittaker R. H. Communities and Ecosystems. 1975.			104	206	47	45	402
12. Whittaker R. H., Feeney P. P. Allelochemics: chemical interaction. . . — Science, 1971.		72	158	146	29	33	438

Завершая анализ цитируемости геоботанических работ по SCI отметим, что он весьма полезен для каждого исследователя (даже при несовершенстве цитирования советских научных изданий), так как позволяет косвенно оценить меру его научной активности и вскрыть тот «незримый коллектив», который пользуется его разработками. Последнее позволяет говорить о новом методе наукометрического анализа — картографировании науки (Маршакова, 1988). Кроме того, в варианте «Если гора не идет к Магомету, то Магомет идет к горе» принципиальным становится вопрос о публикации результатов советских геоботаников за рубежом для более широкой информации научного сообщества. В последние годы отмечается некоторая активизация в этом направлении, но она явно недостаточна для обеспечения полнокровного международного сотрудничества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Всесоюзное ботаническое общество. Справочник. Л.: Наука, 1978. 256 с. — *Губанов И. А.* Список опубликованных работ Т. А. Работнова // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 9. С. 1373—1384. — *Дроздов Н. Н.*, *Мяло Е. Г.* Список избранных научных трудов А. Г. Воронова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, № 5. С. 7—12. — *Литвиненко Н. А.*, *Муст Н. М.*, *Наумова Л. Г.* Библиография печатных трудов профессора Б. М. Миркина. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1987. 78 с. — *Маршакова И. В.* О картографировании науки // Вестн. АН СССР. 1988. № 5. С. 70—82. — *Миркин Б. М.*, *Абрамова Л. М.*, *Розенберг Г. С.* Опыт наукометрического анализа состояния ботаники в СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 9. С. 1196—

1202. — *Налимов В. В., Мульченко З. М.* Наукометрия. М.: Наука, 1969. 192 с. — *Работнов Т. А.* Список опубликованных работ Л. Г. Раменского // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 5. С. 785—788. — *Розенберг Г. С.* Библиографический анализ монографической литературы по геоботанике // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1497—1502. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с. — *Шорина Н. И., Дервиз-Соколова Т. Г.* Список печатных работ А. А. Уранова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, № 2. С. 147—150. — *Garfield E.* Citation frequency as a measure of research activity and performance // Op. cit. 1977. Vol. 1. P. 406—408. — *Garfield E.* Update on the most-cited papers in the SCI, 1955—1986 // Current Contents (Life Science). 1988. Vol. 31, N 13. P. 3—10. — *Greig-Smith P.* Quantitative plant ecology (2nd ed.). London: Butter Worths, 1964. 385 p. — *Kershaw K. A.* Quantitative and dynamic plant ecology. New York; Amer. Elsevier Publ., 1964 (Ed. 1), 286 p.; 1973 (Ed. 2), 308 p. — *Orlovi L.* Geometric models in ecology. I. The theory and application of some ordination methods // J. Ecol. 1966. Vol. 54. P. 193—215. — *Orloci L.* Multivariate analysis in vegetation research. Hague: W. Junk Publ., 1975. 285 p. — *Pielou E. C.* The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. 1966. Vol. 13. P. 131—144. — *Pielou E. C.* An introduction to mathematical ecology. New York: J. Wiley Intersci. Publ., 1969. 286 p. — *Pielou E. C.* Population and Community Ecology. New York: Gordon and Breach Sci. Publ., 1974. 424 p. — *Pielou E. C.* Ecology diversity. London: J. Wiley Intersci. Publ., 1975. 424 p. — *Pielou E. C.* Mathematical ecology. New York: J. Wiley Intersci. Publ., 1977. 385 p. — *Ponyatovskaya V. M.* On two trends in phytosociology // Vegetatio. 1961. Vol. 10. P. 373—385. — *Rabotnov T. A.* Bibliography of papers on the problems of coenopopulations published in the USSR. Parts I, II, III // Excerpta Botanica. Sec. B. 1980. Bd 20. P. 71—96, 171—206; 1981. Bd 21. P. 91—119. — *Rodin L. E., Bazilevich N. I.* Production and mineral cicling in terrestrial vegetation. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1967. 310 p. — *Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. New York: Macmillan, 1975. 385 p. — *Whittaker R. H., Feeney P. P.* Allelochemics: chemical interactions between species // Science. 1971. Vol. 171. P. 757—770.

Институт экологии Волжского бассейна АН СССР,
Тольятти.

Получено 9 XI 1988.

SUMMARY

The frequency of citation of Soviet geobotanists and of some foreign scientists has been analysed using «Science Citation Index» (SCI). The analysis allowed to evaluate the degree of scientific activity of some individual researchers and to reveal the most citated works in phytocoenology and to evaluate indirectly the urgency of certain geobotanical problems.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.267.273 (571.6) (620)

Н. Г. Клочкова, О. Н. Селиванова

ВИДЫ *HALOSACCION* И *DEVALERAEA* (*PALMARIALES, RHODOPHYTA*) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ СССР

N. G. KLOCHKOVA, O. N. SELIVANOVA. THE SPECIES OF *HALOSACCION* AND *DEVALERAEA* (*PALMARIALES, RHODOPHYTA*) IN THE SEAS OF THE SOVIET FAR EAST

Halosaccion minjaii и *Devaleraea yendoi* морфологически близки к *Halosaccion glandiforme* и в отечественной альгофлористической литературе ранее указывались под этим названием. *H. minjaii* распространен у Командорских и Курильских островов, перекрывая здесь ареал *H. glandiforme*, однажды в небольшом числе образцов встречен у Восточной Камчатки. В Японском море и на юге Охотского широко распространен *D. yendoi*, замещая здесь *H. glandiforme*. Обсуждаются морфологические особенности *H. minjaii* и *D. yendoi*, их экология и фенология. Для *Halosaccion microsporum* и *H. compressum* предлагаются новые номенклатурные комбинации.

Результатом недавнего изучения пальмариевых водорослей морей северного полушария было описание новых таксонов (Lee, 1977, 1978, 1982; Guiry, 1982, и др.). M. Guiry (1982) установил, что крупнейший род порядка *Palmariales*— *Halosaccion* распадается на 2 группы видов, различающихся комплексом признаков вегетативной анатомии. Представители первой группы, включающей типовой вид рода *H. firmum* (Rupr.) Kütz, *H. glandiforme* (Gmel.) Rupr. и другие виды, характеризуются крупноклеточной многослойной корой и нечетко отделенной от нее относительно мелкоклеточной многослойной сердцевиной. В коровом слое у видов этой группы обычны боковые клеточные слияния. Протопласт в клетках сердцевины имеет звездчатую форму. В местах его контактов с клеточной оболочкой образуются вторичные поровые каналы, посредством которых одна клетка может быть связана с несколькими соседними.

Вторая группа видов имеет более мелкоклеточную, резко отграниченную от сердцевины 1—2-слойную кору. Сердцевина образована 2—3 слоями крупных округлых клеток с пристенными протопластами. Вторичные поровые связи и анастомозы отсутствуют. По своему анатомическому строению эти виды гораздо ближе к представителям типового рода пор. *Palmariales* — *Palmaria* и отличаются от них лишь наличием полости, так же как, например, виды родов *Ulva* и *Enteromorpha*. При обсуждении значимости этого признака Guiry (1982) отметил, что расслоение клеток сердцевины и образование внутренней полости — явление, достаточно распространенное у водорослей-макрофитов; в ходе их эволюционного развития оно имело место в разных таксономических группах, приводя к появлению новых родов.

Результатом сравнительного изучения вегетативных структур представителей обеих групп было деление рода *Halosaccion*, при котором первая группа видов была оставлена Guiry (1982) в составе прежнего рода, а вторая отошла к описанному им новому роду *Devaleraea*. Уменьшение объема рода *Halosaccion* повлекло за собой изменение представлений о его географическом распространении. Guiry (1982) установил, что в Тихом океане распространены представители обоих родов, а в Атлантическом *Halosaccion* не встречается и все описанные ранее под этим названием водоросли в действительности принадлежат роду *Devaleraea.*

Однако ревизия рода *Halosaccion*, предпринятая Guiry (1982), осталась незавершенной. Неполнота изученного материала, а также некоторые сомнения относительно самостоятельности отдельных видов не позволили ему определить родовой статус всех известных в литературе представителей *Halosaccion.* Поэтому часть из них он поместил в третью группу — сомнительных видов. Наряду с другими в нее вошли *H. hydrophora* Rupr., *H. tilesii* Kjellm., *H. microsporum* Rupr., *H. compressum* Rupr. Но в настоящее время известно, что 2 первых видовых названия являются синонимами *H. glandiforme* и *H. microsporum* соответственно (Перестенко, 1980, 1981). В отношении самостоятельности двух последних видов у специалистов нет единого мнения. Guiry (1982) поместил *H. microsporum* в группу сомнительных видов, возможно, потому, что считал его конспецифичным с *H. ramentaceum.* Справедливость такого допущения подтверждается предположением Guiry (1982) о широком атлантическо-пацифическом распространении *H. ramentaceum* (L.) J. Ag., а также внешним сходством обоих видов. В то же время Л. П. Перестенко (1980, 1981), проведя сравнительный анализ *H. ramentaceum* и *H. microsporum*, пришла к выводу, что это — викарирующие виды.

Образцы, относимые к *H. compressum* (Виноградова, 1973; Клочкова, 1976; Виноградова и др., 1978), близки к обоим вышеупомянутым видам, но имеют некоторую морфологическую обособленность. Не исключено, что *H. compressum* представляет собой крайнюю форму изменчивости одного из этих видов. Однако до специального таксономического исследования *H. compressum* и *H. microsporum* следует считать самостоятельными видами.

Как показывает знакомство с имеющимся у нас материалом, все признаки вегетативной анатомии *H. compressum* и *H. microsporum* соответствуют описанию *Devaleraea* и, следовательно, они должны относиться к этому роду. Исходя из сказанного мы предлагаем новые номенклатурные комбинации:

Devaleraea microspora (Rupr.) Seliv. et Kloczc. comb. nov. *Halosaccion microsporum* Rupr., 1850 : 85, tab. 15.

Devaleraea compressa (Rupr.) Seliv. et Kloczc. comb. nov. *Halosaccion compressum* Rupr., 1851 : 292.

Не так давно для Северной Пацифики были описаны новые виды рода *Halosaccion*, близкие по морфологии к *H. glandiforme*: *H. minjaii* (Lee, 1977) с Алеутских островов, *H. americanum* (Lee, 1978) с тихоокеанского побережья Северной Америки и *H. yendoi* (Lee, 1982) с о-ва Хоккайдо. I. K. Lee (1978) установил, что указывавшийся у американского побережья *H. glandiforme* в действительности там не встречается, а замещается видом *H. americanum.* Он указал *H. minjaii* у островов Уруп и Расшуа (Курилы) (Lee, 1977) и *H. yendoi* у островов Итуруп, Кунашир, Шикотан (Южные Курилы) (Lee, 1982).

Результаты обработки имеющегося у нас материала позволяют говорить о том, что *H. glandiforme* у азиатского побережья имеет более узкий, чем представлялось ранее, ареал, а виды *H. minjaii* и *H. yendoi* (последний позднее был переведен в род *Devaleraea*) (Guiry, 1982) распространены в данном регионе гораздо шире. Их популяции из дальневосточных морей СССР имеют некоторые особенности морфологии, экологии и фенологии. Ниже эти данные приводятся для обоих видов.

1. *Halosaccion minjaii* I. K. Lee

(рис. 1)

I. K. Lee, 1977 : 245, fig. 1—34.

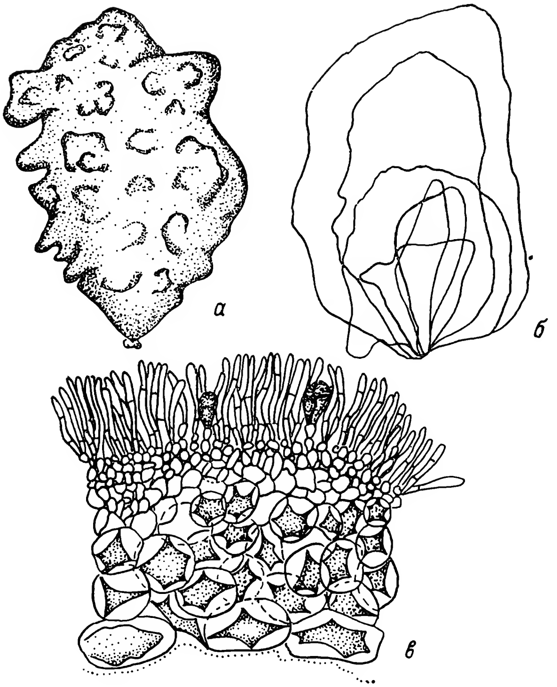


Рис. 1. *Halosaccion minjaii.*

а — внешний вид растения, *б* — схематическое изображение контуров слоевищ, *в* — поперечный срез фертильного участка слоевища.

Слоевища кожистые, мешковидные, красно-фиолетовые, темные, почти черные, реже — выцветающие до серовато-фиолетового цвета. Форма растений от вытянуто-овальной с округлой верхушкой до обратнояйцевидной с косо срезанной верхушкой. Сорусы тетраспорангиев, окруженных парафизами, выступают над поверхностью слоевища и формируют зоны разнообразных очертаний.

Распространение по изученным образцам: о-в Беринга, о-в Топорков, о-в Медный (Командорские острова) — в большом количестве, нередко образует заросли; Камчатский залив, мыс Бакланий — немногочисленные образцы. Судя по крайне редкой встречаемости *H. minjaii* у Восточной Камчатки, можно полагать, что этот район находится на краю его ареала. По-видимому, *H. minjaii* является видом преимущественно островной флоры, и основная часть его ареала охватывает Алеутские, Командорские и Курильские острова.

Экология и фенология. На Командорских островах *H. minjaii* встречается в ваннах верхнего и среднего горизонтов литорали в ассоциациях кораллиновых водорослей или как эпифит *Neorhodomela oregona* и *N. larix.* В Камчатском заливе он обнаружен на литорали среди *Corallina pilulifera.* На Командорах в сентябре 1986 г. при 12—15 °C он образовывал обширные заросли, большинство образцов было в фертильном состоянии. В августе 1987 г. при 8—12 °C более половины растений были здесь также фертильными, но росли разреженно или одиночно. Наряду с *H. minjaii* на Командорских островах в тех же экологических условиях встречался и *H. glandiforme*, при этом в 1986 г. преобладал первый вид, а второй был редок и малочислен, но в 1987 г. картина стала противоположной. Можно предполагать, что на литорали Командорских островов *H. minjaii* и *H. glandiforme* играют сходную фитоценотическую роль и являются конкурентами.

Примечание. По внешнему виду растений, наличию парафиз и фертильных зон сложных очертаний, названных Lee (1977) иероглифическими, изученные нами образцы несомненно принадлежат к *H. minjaii*. Однако из табл. 1 видно, что командорские растения отличаются от таковых из типового местообитания меньшими размерами тетраспорангиев и клеток сердцевины и более короткими парафизами.

ТАБЛИЦА 1

Размеры вегетативных и репродуктивных структур *Halosaccion minjaii* из различных районов распространения

Район распространения	Слоевище, мм	Клетки коры, мкм	Клетки сердцевины, мкм	Тетраспорангии, мкм	Парафизы, мкм
Алеутские острова (Lee, 1977)	$\frac{40-50}{17-20}$	$\frac{15-30}{5.5-7.5}$	$\frac{50-100}{50-100}$	$\frac{72-85}{40-48}$	$\frac{120-130}{3-8}$
Командорские острова (данные настоящей работы)	$\frac{30-60}{10-40}$	$\frac{11-22}{5-8}$	$\frac{36-57}{38-60}$	$\frac{50-77}{25-38}$	$\frac{60-110}{3-6}$

Примечание. Здесь и в табл. 2 в числителе дана длина, в знаменателе — ширина.

Еще одной ранее не отмеченной особенностью морфологии *H. minjaii* является образование на боковых стенках слоевища одиночных или многочисленных выростов. Такие образования имели более половины изученных нами растений. У отдельных образцов выросты почти сплошь покрывали слоевище и достигали 0.8 см дл. и 0.45 см шир., до неузнаваемости деформируя растение. Как показали наши исследования, они появляются в результате деления и разрастания клеток коры в отдельных участках слоевища. Деление терминальных клеток коровых нитей вначале ведет к появлению галлообразных структур. По мере роста внутри них дифференцируются кора и сердцевина, формируется внутренняя полость.

Подобного рода выросты вегетативных тканей наблюдаются иногда и у *H. glandiforme*, однако у него они имеют более узкие перетяжки в основании. Вероятно, способность к пролиферации клеток коры является общей для видов *Halosaccion*.

2. *Devaleraea yendoi* (I. K. Lee) Guiry

(рис. 2)

Guiry, 1982 : 3, fig. 5D. — *Halosaccion yendoi* I. K. Lee, 1982 : 7, fig. 2—7. — *H. glandiforme* auct. non Rupr.: Макиенко, 1975 : 52; Макиенко, Клочкова, 1978 : 23; Перестенко, 1980 : 83, рис. 100.

Слоевище пленчатое, узко- или широкомешковидное, с округлой верхушкой и ширококлиновидным основанием. В стерильном состоянии темно- или светло-фиолетовое, в фертильном — обычно желтовато-розовое с хорошо выраженной пятнистостью.

Распространение по изученным образцам: о-в Зеленый, о-в Кунашир (Курилы); о-в Монерон, мыс Перевальный, пос. Антоново (западное побережье Сахалина); заливы Чихачева, Советская Гавань, бухты Ванина, Светлая, Терней, Рудная Пристань, Мелководная, мысы Мосолова, Александры, залив Петра Великого (материковое побережье Японского моря). Встречается редко, небольшими группами или одиночно, зарослей не образует.

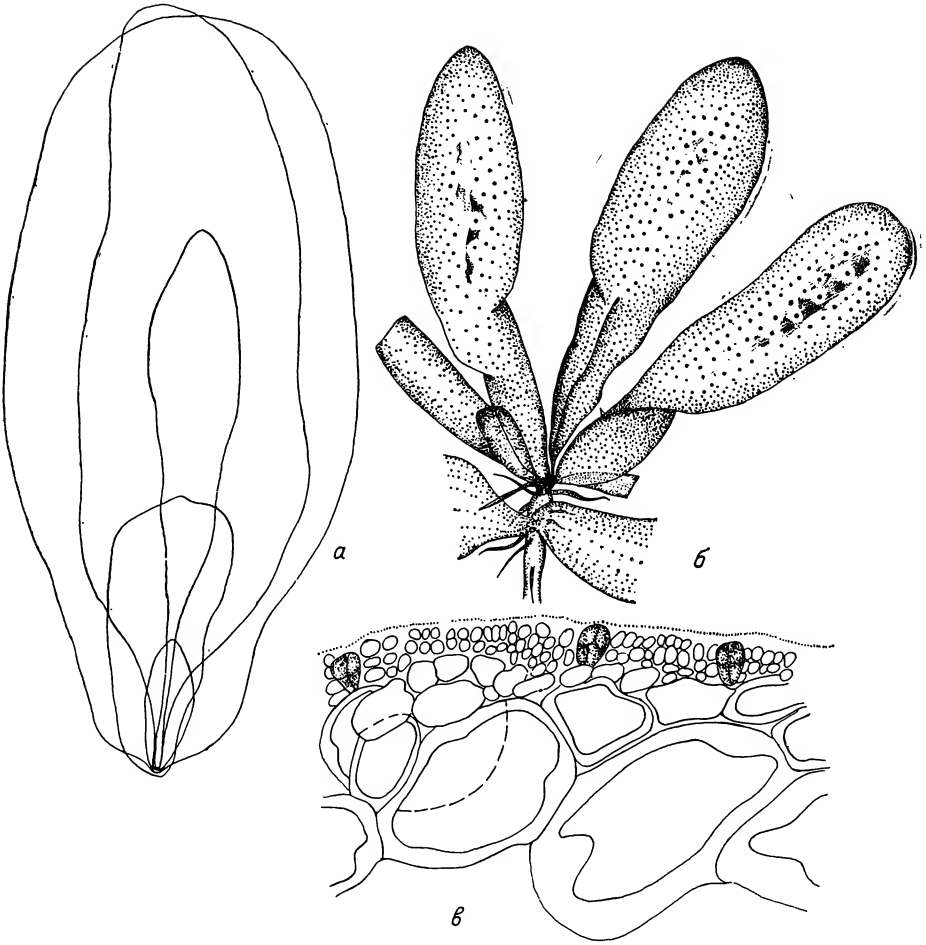


Рис. 2. *Devaleraea yendoi*.

а — схематическое изображение контуров слоевищ, *б* — внешний вид растения, *в* — поперечный срез фертильного участка слоевища.

Экология и фенология. В охотоморской части ареала, у островов Монерон и Сахалин изученные образцы собраны на *Neoptilota asplenioides* на глубинах 0.8—2.5 м, у материкового побережья Японского моря почти все — на *Palmaria stenogona*. На севере Приморья в районах с высокоприливной литоралью вид встречается у нуля глубин или в сублиторальной кайме, в южных районах с малоприливной литоралью — на глубинах 0.5—3 м. Однажды у мыса Александры обнаружен на глубине 6 м.

В районах исследования у вида сохраняются те же особенности фенологии, что и в типовом местообитании. В большинстве районов растение появляется в позднеосеннее время, а к апрелю—маю достигает 14—15 см выс., к середине или концу мая начинает спороносить. Стадия спороношения растягивается в Среднем Приморье до июля, а в Северном — до середины августа. В наиболее холодные годы появление ювенильных растений начинается в Северном Приморье также в августе, таким образом, *D. yendoi* может вегетировать здесь практически круглый год.

Примечание. Во флоре Японского моря неоднократно указывался вид *H. glandiforme*. Изучение ряда указанных под этим названием образцов (Макиенко, 1975; Макиенко, Клочкова, 1978) показало, что они принадлежат к *D. yendoi*. Рис. 100 в книге Перестенко (1980) свидетельствует о том, что и она за *H. glandiforme* принимала *D. yendoi*. Нами просмотрены образцы более чем из 15 пунктов побережья Японского моря, при этом истинный *H. glandiforme* не был обнаружен ни разу, все растения имели анатомические признаки, присущие роду *Devaleraea*. По данным Lee (1978), *H. glandiforme* не встречается также и на Хоккайдо, в действительности там произрастает *D. yendoi*. Все это дает нам право говорить о том, что в Японском море встречается только *D. yendoi*, а *H. glandiforme* указывался здесь ошибочно.

Изученные нами растения *D. yendoi* из Японского моря, как показывает табл. 2, имеют меньшие размеры слоевищ, тетраспорангиев и клеток сердцевины, чем охотоморские, но своей формой, структурой, окраской они хорошо соответствуют диагнозу вида.

ТАБЛИЦА 2

Размеры вегетативных и репродуктивных структур *Devaleraea yendoi* из различных районов распространения

Район распространения	Слоевище, мм	Клетки коры, мкм	Клетки сердцевины, мкм	Тетраспорангии, мкм
Хоккайдо и Южные Курилы (Lee, 1982)	$\frac{10-15}{4-5}$	$\frac{6.9-8.4}{8.4-9.3}$	$\frac{55-70}{80-100}$	$\frac{32-40}{22-30}$
Сахалин и Монерон *	$\frac{1.5-14}{0.5-4.5}$	$\frac{3.6-5.6}{3.2-3.6}$	$\frac{20-72}{80-108}$	$\frac{14.4-18}{8-14}$
Северное Приморье *	$\frac{2-15}{0.5-7}$	$\frac{5.4-7.2}{4-9}$	$\frac{27-55}{36-82}$	$\frac{18-26}{9-18}$
Южное Приморье *	$\frac{2-10}{1-3}$	$\frac{3.6-6}{2.5-5.4}$	$\frac{36-83}{36-98}$	$\frac{16-25}{9-10}$

* Данные настоящей работы.

Для *D. yendoi*, как и для *H. minjaii*, свойственно образование пролификаций, но принципиально иным способом — прорастанием тетраспор in situ, которое начинается обычно еще до их высыпания из тетраспорангиев. Роста окружающих вегетативных тканей материнского растения при этом не происходит.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 32—44. — *Виноградова К. Л.*, *Клочкова Н. Г.*, *Перестенко Л. П.* Список водорослей литорали Восточной Камчатки и западной части побережья Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 150—155. — *Клочкова Н. Г.* Видовой состав водорослей литорали и сублиторали Камчатского залива // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 20—24. — *Макиенко В. Ф.* Водоросли-макрофиты залива Восток (Японское море) // Биология моря. 1975. № 2. С. 45—57. — *Макиенко В. Ф.*, *Клочкова Н. Г.* Водоросли, новые для залива Чихачева (Татарский пролив, Японское море) // Биология моря. 1978. № 3. С. 17—25. — *Перестенко Л. П.* Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с. — *Перестенко Л. П.* Существует ли вид *Halosaccion tilesii* Kjellman? // Нов. сист. низш. раст. 1981. Т. 18. С. 23—25. — *Guiry M. D. Devaleraea*, a new genus of the *Palmariaceae* (*Rhodophyta*) in the North Atlantic and North Pacific // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1982. Vol. 62. P. 1—13. — *Lee I. K. Halosaccion minjaii*, sp. nov. (*Rhodophyta*, *Rhodymeniales*) from the Aleutian Islands // Phycologia. 1977. Vol. 16, N 3. P. 245—252. — *Lee I. K.* Studies on *Rhodymeniales* from Hokkaido // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. (V) Botany. 1978. Vol. 11. P. 1—194. — *Lee I. K. Halosaccion americanum*, sp. nov. (*Rhodophyta*, *Palmariaceae*) in Pacific North America // Japan. J. Phycol. 1982. Vol. 30. P. 265—271. — *Ruprecht F. J.* Algae Ochotensis (Tange des Ochotskischen Meeres). St.-Petersburg. 1850 (1851). 243 S.

Камчатский отдел природопользования
Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 22 III 1988.

УДК 582.734.4 (571.6)

И. А. Шанцер

К СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ *FILIPENDULA* (*ROSACEAE*)

I. A. SHANTSER. ON THE SYSTEMATICS AND NOMENCLATURE OF THE SPECIES OF *FILIPENDULA* (*ROSACEAE*) FROM THE SOVIET FAR EAST

Рассмотрены вопросы систематики и номенклатуры *Filipendula koreana*, *F. glaberrima* и *F. yezoensis*. Обосновано объединение их в один вид.

Несколько видов лабазника (*Filipendula*), обитающих в притихоокеанской части азиатского континента и на окаймляющей его островной дуге, представляют довольно сложную в таксономическом отношении группу. Эта сложность обусловливается значительной изменчивостью, в том числе и параллельной, многих признаков этих видов, изолированностью островных популяций и гибридизацией в местах перекрывания ареалов. Усугубляет дело запутанность номенклатуры одного из видов этой группы, встречающегося в литературе и гербариях под названиями *F. glabra* Nakai ex Kom. et Aliss., *F. glaberrima* Nakai, *F. koreana* (Nakai) Nakai, *F. purpurea* Maxim., *F. yezoensis* Hara, *F. multijuga* Maxim. var. *koreana* Nakai, *F. multijuga* subsp. *koreana* (Nakai) Worosch.

Растения этого вида долго объединялись ботаниками с другим сибирско-дальневосточным видом *F. palmata* (Pall.) Maxim. под названием *Spiraea digitata* Willd. var. *glabra* Ledeb. до тех пор, пока T. Nakai (1914) не описал его как *F. multijuga* var. *koreana*. Вскоре он пришел к выводу о самостоятельности этого вида и в последующих работах называл его *F. koreana* Nakai. Однако эта комбинация оказалась незаконной (nomen nudum) из-за отсутствия точной ссылки на первоописание *F. multijuga* var. *koreana*. Первым, очевидно, это понял M. Kitagawa (1939), законно опубликовавший комбинацию *F. koreana* (Nakai) Nakai.

В это же время флора Дальнего Востока исследовалась В. Л. Комаровым, собиравшим растения этого вида в северной Корее и Приморье. Однако Комаров (1904) идентифицировал их с внешне похожим японским видом *F. purpurea*, который на самом деле имеет существенные отличия в признаках цветка и листьев и известен только из культуры как декоративное растение. Эта ошибка Комарова не была сразу обнаружена и попала в последующие работы (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932; Юзепчук, 1941; Li, 1985).

Кроме *F. koreana* Nakai (1914) описал из Кореи очень похожий на него вид *F. glaberrima*, отличающийся, по его данным, отсутствием ножек у плодиков (на самом деле даже у типовых образцов ножки у плодиков есть, но короткие (Shimizu, 1961)) и меньшим их количеством (1—4 плодика у *F. glaberrima* и 5—7 — у *F. koreana*). В. Л. Комаров и Е. Н. Клобукова-Алисова (1932) указали этот вид для Приморского края под названием *F. glabra* (Maxim.) Nakai. И *F. purpurea*, и *F. glabra* были приведены С. В. Юзепчуком (1941) во «Флоре СССР».

Позднее В. Н. Ворошилов (1960) отнес *F. glabra* в синонимы *F. koreana*, а год спустя T. Shimizu (1961) синонимизировал с ним и *F. purpurea* auct. non Maxim. Таким образом, ситуация как будто прояснилась: в Приморье растет *F. koreana*, в Корее — *F. koreana* и *F. glaberrima*.

Однако Shimizu (1961), сличив типы и довольно большой материал по *F. koreana* и описанному в 1934 г. с о-ва Хоккайдо *F. yezoensis* Hara, пришел к выводу, что это один и тот же вид. Так как до 1939 г. название *F. koreana* остава-

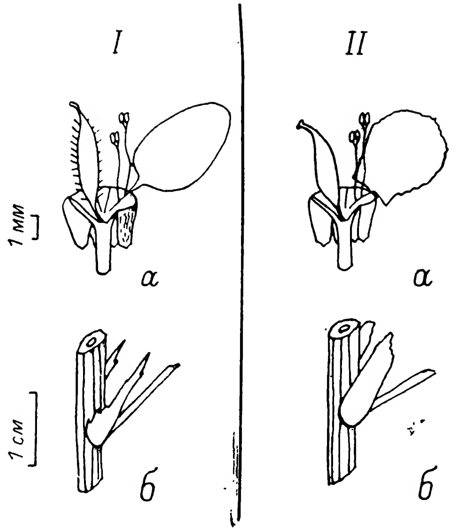


Рис. 1. Сравнение дифференциальных признаков *Filipendula glaberrima* (*I*) и *F. multijuga* (*II*).

а — цветок и плодик, *б* — прилистники.

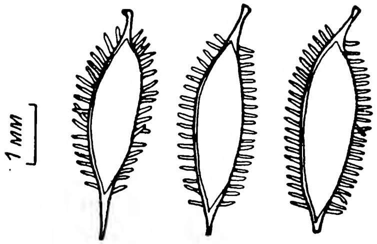


Рис. 2. Плодики с трех растений *Filipendula glaberrima* из локальной популяции с горы Хуалаза.

лось незаконным, следовало признать законным название *F. yezoensis* как более раннее.

Советскими ботаниками эта точка зрения, однако, принята не была (Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1966), позднее С. К. Черепанов (1973) высказал сомнение в ее обоснованности. В работах на русском языке этот вид продолжал называться *F. koreana*.

В цитированной выше статье Ворошилов (1960) впервые привел для СССР *F. glaberrima*. Этот вид был указан и в последовавших определителях (Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1966) наряду с *F. koreana*. В «Определителе растений советского Дальнего Востока» Ворошилов (1982) несколько видоизменил свою точку зрения. Он привел в качестве самостоятельных видов *F. yezoensis* для о-ва Кунашир, *F. glaberrima* для побережья Японского моря в южной части Приморского края и *F. multijuga* subsp. *koreana* для более удаленных от побережья районов Приморья. О *F. yezoensis* и *F. glaberrima* он написал, что они, возможно, также являются лишь подвидами японского *F. multijuga*, но у нас неплохо различаются.

На основании изучения гербарных материалов (включая типы *F. koreana* и *F. glaberrima*) Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Московского университета (MW), Главного ботанического сада АН СССР (MHA), Биолого-почвенного института ДВО АН СССР (VLA), а также материалов, полученных из гербариев Смитсоновского института (US), Миссурийского ботанического сада (MO), Гарвардского университета (GH), Токийского университета (TI), Макино (MAK), университета Синсю (SHIN), Ботанического института в Пекине (PE) и собственных наблюдений и сборов в южном Приморье (1985, 1987 гг.) и на о-ве Кунашир (1987 г.) мне удалось прийти к следующим выводам.

1. Считать *F. koreana*, *F. glaberrima* и *F. yezoensis* подвидами *F. multijuga* не следует. Последний вид достаточно резко обособлен, отличаясь формой прилистников, характером опушения и формой листьев, опушением чашелистиков, формой лепестков, формой и опушением плодиков (рис. 1). *F. multijuga* эндемичен для Японских островов (юг Хонсю, острова Кюсю и Сикоку), не

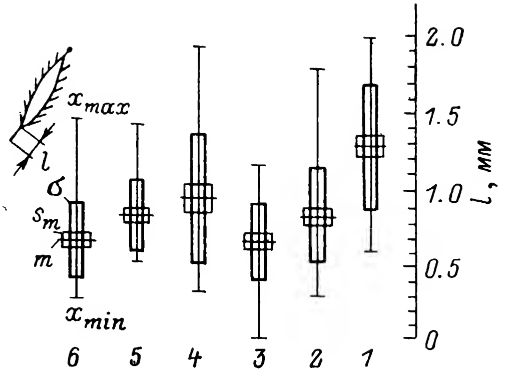


Рис. 3. Изменчивость длины ножки плодика (l) в шести локальных популяциях *F. glaberrima* (*1—6*).

X_{max} — максимальное значение признака, X_{min} — минимальное значение признака, σ — среднее квадратичное отклонение, S_m — стандартная ошибка, m — среднее арифметическое.

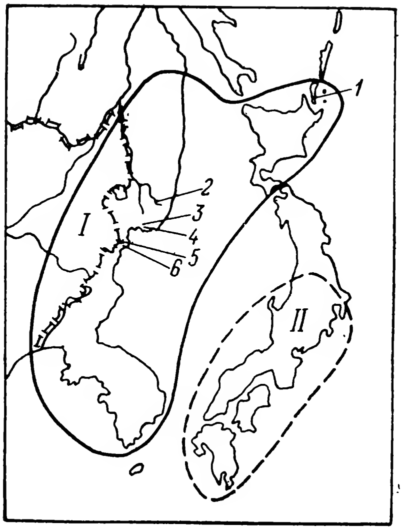


Рис. 4. Распространение *Filipendula glaberrima* (*I*) и *F. multijuga* (*II*).

1—6 — популяции, рассматриваемые на рис. 3.

встречается на материке, его ареал нигде не перекрывается с ареалами трех первых видов.

2. *F. yezoensis* и *F. koreana*, несомненно, являются синонимами. К сожалению, я не видел типа *F. yezoensis*, но сравнение образцов с Кунашира, Хоккайдо, из Приморья и Кореи не оставляет никаких сомнений в том, что они относятся к одному и тому же виду. Растения с островов отличаются меньшей изменчивостью формы и опушения конечной доли листа (ее лопасти обычно относительно узкие, лист снизу негусто щетинисто опушен по жилкам). Однако подобные признаки встречаются и у растений с материка. Очевидно, на островах обитают реликтовые популяции, сохранившиеся с плейстоцена, когда Японские острова неоднократно соединялись с материком (Голубева, 1982).

3. Сравнение *F. yezoensis* sensu Shimizu и *F. glaberrima* sensu Nakai также не оставляет никаких сомнений в идентичности этих видов. Как ясно следует из диагноза, *F. glaberrima* отличается от *F. yezoensis* лишь двумя признаками: очень короткими ножками плодиков и небольшим их количеством (3—4 плодика в цветке). Оба эти признака подвержены сильной индивидуальной изменчивости. В Приморье в одной локальной популяции можно встретить растения как с резко выраженной ножкой плодика до 1.5 мм длиной, так и с плодиками вообще без ножки, хотя последние встречаются реже (рис. 2, 3). У цветущих растений ножка у завязи часто не выражена совсем, хотя впоследствии (при созревании плодиков) она обычно развивается.

Столь же изменчив признак количества плодиков в цветке. Число завязей у соседних растений может варьировать от 3—4 до 7—8, притом, как правило, далеко не все из них созревают. При созревании плодиков часть неоплодотворенных завязей может отваливаться. Подобная изменчивость делает этот признак, как и длину ножки плодика, неприемлемым для дифференциальной диагностики.

Ворошилов (1982) предложил для различения *F. glaberrima* и *F. multijuga* subsp. *koreana* использовать признак формы и соотносительной длины лопастей конечной дольки листа. Однако он также весьма изменчив и никак не коррелирует с признаками плодиков.

Таким образом, под всеми перечисленными в начале статьи названиями фигурирует один единственный вид, законным названием которого следует считать *F. glaberrima* Nakai как наиболее раннее. Он распространен в притихоокеанской части Дальнего Востока от Кореи почти до Амура, на островах Хоккайдо и южных Курилах (рис. 4). Обитает в лесах и на пойменных лугах вдоль берегов ручьев.

Ниже я привожу синонимику *F. glaberrima* и его уточненный диагноз.

F. glaberrima Nakai, 1914, Feddes Repert., 13 : 274, emend. Shantser hoc loco; Shimizu, 1961, Journ. Fac. Text. Sci. Technol. Shinshu Univ., Ser. A, 26, 10 : 7; Ворошилов, 1960, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 38 : 45; он же, 1966, Фл. советского Дальнего Востока: 264; он же, 1982, Опред. растен. советского Дальнего Востока: 354. — *F. koreana* Nakai, 1918, Fl. Sylv. Kor., 7 : 8, nom. nud.; Kitag. 1939, Lineam. Fl. Mansh.: 260; Ворошилов, 1960, цит. соч.: 45; он же, 1966, цит. соч.: 264. — *F. yezoensis* Hara, 1934, Journ. Jap. Bot., 10 : 235; Shimizu, 1961, l. c.: 8; Ворошилов, 1982, цит. соч.: 354. — *F. glabra* Nakai ex Kom. et Aliss., 1932, Опред. растен. Дальневосточного края, 2 : 653; Юзепчук, 1941, Фл. СССР, 10 : 282. — *F. purpurea* auct. non Maxim.: Юзепчук, 1941, цит. соч.: 282; Комаров, Клобукова-Алисова, цит. соч.: 650; Li 1985, Fl. Reip. Pop. Sinicae, 37 : 7. — *F. multijuga* Maxim. var. *koreana* Nakai, 1914, l. c.: 274. — *F. multijuga* Maxim. subsp. *koreana* (Nakai) Worosh., 1982, цит. соч.: 354.

Lectotypus: «Koang-neug, Prov. Kyeng-kwi, T. Mori.» (TI).

Многолетник, корневище короткое, стебель голый, соцветие голое; листья голые или по жилкам негусто опушенные; прилистники короткие, острые, узко треугольные, нестеблеобъемлющие; чашелистики изнутри коротко опушенные, лепестки белые или на конце розовые, с ноготками; завязи по 3—8, плодики на ножках длиной 0.5—1.5 мм или сидячие, по краю реснитчатые. Цв. в июле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 489 с. — *Ворошилов В. Н.* Новые находки во флоре советского Дальнего Востока и описание новых видов растений // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1960. Вып. 38. С. 42—52. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 476 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Голубева Л. В.* Растительность антропогена муссонной и континентальной зон Северной Азии // Стратиграфия и палеогеография антропогена. М.: Наука, 1982. С. 76—91. — *Комаров В. Л.* Флора Маньчжурии. СПб., 1904. Т. 2. 787 с. — *Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н.* Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 1171 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Юзепчук С. В.* Род *Filipendula* Adans. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 10. С. 279—289. — *Kitagawa M.* Lineamenta Florae Manshuricae. Tokyo, 1939. 675 p. — *Li C. Filipendula* Mill. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Peking: Science Press, 1985. T. 37. P. 4—8. — *Nakai T.* Plantae novae Coreanae et Japoniae, II // Feddes Repert. 1914. Bd 13. N 17/21. S. 267—278. — *Shimizu T.* Taxonomical notes on the genus *Filipendula* Adans. (*Rosaceae*) // J. Fac. Text. Sci. Technol. Shinshu Univ. Ser. A (Biol.). 1961. Vol. 26, N 10. P. 1—30.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 27 IX 1988.

УДК 582.381.2 : 58.006 (477.42) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

В. К. Мякушко, Г. И. Бумар

РОД *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*) В ПОЛЕССКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЖИТОМИРСКАЯ ОБЛАСТЬ, УССР)

V. K. MJAKUSHKO, G. J. BUMAR. THE GENUS *DIPHASIASTRUM* (*LYCOPODIACEAE*) IN THE POLESSKY STATE RESERVATION (THE ZHITOMYR REGION)

Исследуются 2 вида плаунов: дифазиаструм трехколосковый (встречается рассеянно) и дифазиаструм Зейлера (отмечено 2 его местонахождения). Типичной формой роста клонов этих видов являются «ведьмины кольца». Поддержание оптимальных условий среды — важный фактор сохранения их популяций. В условиях Полесского заповедника они достигают оптимума своего развития в сосняках чернично-зеленомошных и лишайниковых. Дифазиаструм Зейлера произрастает на более богатых почвах с толщиной гумусового горизонта до 5 см, а дифазиаструм трехколосковый соответственно 2—3 см.

На территории Полесского государственного заповедника произрастает 6 видов плаунов: ликоподиела заливаемая *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, плаун булавовидный *Lycopodium clavatum* L., плаун годичный *L. annotinum* L., дифазиаструм уплощенный *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, дифазиаструм трехколосковый *D. tristachyum* (Pursh) Holub. и дифазиаструм Зейлера *D. zeileri* (Rouy) Holub.[1]

Особый интерес представляют 2 последних вида. Это редкие растения сосновых боров Украинского Полесья, произрастающие на песчаных почвах низкого плодородия. В литературе есть данные о произрастании дифазиаструма трехколоскового на Правобережном Полесье — в Волынской и Житомирской областях, отмечены единичные местонахождения дифазиаструма Зейлера в Киевской, Житомирской и Черниговской областях (Протопопова, 1974, 1986).

С целью решения вопросов охраны этих редких видов плаунов Украинского Полесья мы изучали их распространение, состояние зарослей, некоторые эколого-фитоценотические и биологические особенности в Полесском государственном заповеднике.

Материал и методика

Полевые материалы собраны в лесах Селезовского и Копищанского лесничеств Житомирской обл. УССР. На территории преобладают средневозрастные сосняки лишайниковые и зеленомошные, расположенные на глубоких песках.

С целью установления общих закономерностей распространения растений проводили маршрутное обследование территории заповедника на общей площади 7600 га. Обследовали в основном типичные места произрастания редких растений.

Для изучения эколого-фитоценотических особенностей плаунов, а также водного и температурного режимов почвы были заложены две стационарные пробные площади. Размер их устанавливался в зависимости от размера ценопопуляций исследуемых видов (0.1—0.25 га).

Изучение жизненности популяций, а также характера передвижения плаунов в пространстве проводили на продольных профилях шириной 1 м, заложенных по диаметру куртин дифазиаструма. На этих профилях закладывали площадки (1 м^2), на которых производили учет численности ортотропных побегов, изучали их возрастной состав. По возрастному составу ортотропные побеги разделены нами условно на следующие группы: «проростки», зрелые вегетативные, спороносящие, отмирающие побеги. Картирование популяций производили на картах-схемах масштаба 1 : 10. Температурный режим определяли путем замеров температуры воздуха на уровне кроны деревьев в зоне максимального распространения хвои и температуры почвы в зоне максимального распространения корней. Наблюдения за температурным режимом проводили с мая по октябрь один день в месяц через каждые 2 часа с 6 ч утра. Контраст температур между почвой и воздухом — важный фактор оценки экологических условий данного биогеоценоза.

---

[1] Латинские названия даны по С. К. Черепанову (1981).

Уровень грунтовых вод изучали путем замеров при почвенных раскопках (5—6 измерений на каждой стационарной площади по ее диагонали) в меженный период.

Фенологические наблюдения вели по методике И. Н. Бейдеман (1974). Описание почвы проводили по генетическим горизонтам. С этой целью закладывали почвенные разрезы.

Результаты исследований

Результаты проведенных исследований показали, что в сосновых лесах Полесского заповедника дифазиаструм трехколосковый встречается рассеянно в виде небольших куртин площадью от 5 до 600 м^2. Участков, бо́льших по площади, мало.

За исследуемый период (1982—1986 гг.) выявлено 24 местонахождения дифазиаструма трехколоскового (преимущественно в лесах Селезовского лесничества и очень редко, всего 2 местонахождения, в Копищанском лесничестве). Общая площадь его зарослей составляет около 1850 м^2.

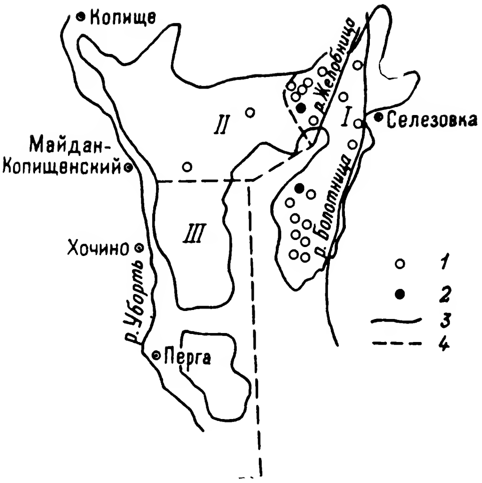
Для территории заповедника дифазиаструм Зейлера приведен во флористическом списке в работе Т. Л. Андриенко с соавторами (1986), однако без указания точных местонахождений и их описания. Нами на территории заповедника отмечено 2 местонахождения дифазиаструма Зейлера: в кварталах 49 и 23 Селезовского лесничества. Встречается он в сосновых насаждениях 70-летнего возраста с сомкнутостью крон 0.7 на границе чернично-зеленомошных и лишайниковых сосняков. На основе 4-годичного обследования территории заповедника составлена крупномасштабная карта распространения дифазиаструма (см. рисунок).

В условиях заповедника характерной формой роста плаунов являются «ведьмины кольца». Такая своеобразная форма роста дает растениям в данных условиях немало преимуществ. Передвижение «ведьминых колец» позволяет растениям достаточно быстро осваивать новые, более благоприятные для роста и развития участки. Заросли дифазиаструма в виде «ведьминых колец» наиболее жизнестойки. «Ведьмины кольца» резко выделяются в наземном покрове сосновых боров заповедника, усугубляя мозаичность растительного покрова.

На исследуемой территории дифазиаструм трехколосковый встречается также в виде разрозненных пятен, но заросли такого рода маложизнестойки и при неблагоприятных погодных условиях могут деградировать.

Популяции дифазиаструма трехколоскового в основном отмечены в приспевающих зеленомошных и лишайниковых сосновых лесах 60—70-летнего возраста, изредка встречаются в молодых посадках сосны. Приуроченность клонов больших размеров (диаметр их колеблется от 2 до 17 м) к более зрелым участкам леса — важный фактор, свидетельствующий о споровом происхождении «ведьминых колец», что было подтверждено исследованиями И. И. Науялис (1985).

По морфологической и пространственно-временной структуре популяций, а также по условиям произрастания дифазиаструм Зейлера проявляет полное сходство с дифазиаструмом трехколосковым.



Карта-схема распространения *Diphasiastrum tristachyum* и *D. zeileri* в Полесском государственном заповеднике.

I — Селезовское лесничество, *II* — Копищанское лесничество, *III* — Перганское лесничество; *1* — местонахождение дифазиаструма трехколоскового, *2* — местонахождение дифазиаструма Зейлера, *3* — граница заповедника, *4* — граница между лесничествами.

В пространственно-временной структуре «ведьминых колец» обоих видов плаунов отчетливо выделяются две неравноценные в функциональном отношении части — наружная и центральная.

Наружная — это наиболее активная часть кольца, состоящая из живых побегов и передвигающаяся в одном направлении на еще неосвоенную территорию. Все пространство вглубь от внутренней границы наружного кольца считаем центральной частью. В наружной части кольца в редких случаях можно выделить отчетливые структурно и функционально неравноценные концентрические зоны, которые характерны для дифазиаструма трехколоскового, описанного в Литве (Науялис, 1985). В наших условиях эти зоны расплывчаты, четких границ между ними нет, что затрудняет их выделение. И только изредка, в наиболее благоприятных условиях, можно выделить в наружной части кольца 4 зоны, согласно классификации Науялис: зона наступления, зрелая стерильная, зрелая фертильная, зона окончательной деградации.

В условиях заповедника почти 40 % обнаруженных куртин дифазиаструма трехколоскового спороносят. Процент спороносящих особей в ценопопуляциях колеблется от 5 до 30, в редких случаях он составляет 30—40 %.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение числа ортотропных побегов дифазиаструма Зейлера на 1-метровых секциях продольного профиля по возрастному составу (стационарная площадка 1, Селезовское лесничество, кв. 49)

№ секции	Возрастные группы									
	1985 г.					1986 г.				
	j	q	q_1	S	Всего	j	q	q_1	S	Всего
1	54	312	66	9	541	19	370	68	63	520
2	—	96	78	115	289	2	16	12	76	106
3	6	48	27	29	110	—	35	11	29	75
4	—	31	15	19	65	3	22	6	16	47
5	—	35	8	22	65	3	37	8	13	61
6	2	56	35	23	116	4	42	12	1	59
7	—	9	3	18	30	—	11	2	2	15
8	—	2	2	15	19	—	6	1	—	7
9	—	6	—	4	10	—	3	—	—	3
Всего	62	595	234	254	1145	31	542	120	200	893

Примечание. Здесь и в табл. 2: j — «проростки» ортотропных побегов, q — зрелы вегетативные ортотропные побеги, q_1 — генеративные (спороносящие) побеги, S — отмирающие ортотропные побеги.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение числа ортотропных побегов дифазиаструма трехколоскового на 1-метровых секциях продольного профиля по возрастному составу (стационарная площадка 2, Селезовское лесничество, кв. 27)

№ секции	Возрастные группы									
	1985 г.					1986 г.				
	j	q	q_1	s	Всего	j	q	q_1	s	Всего
1	18	123	7	41	189	5	116	1	61	183
2	1	20	—	38	58	1	11	1	54	68
3	—	8	—	1	9	—	9	—	4	13
4	1	26	1	11	39	—	16	—	16	31
5	4	3	—	6	13	—	6	—	7	13
6	—	3	—	2	5	—	3	—	3	6
7	—	3	—	—	3	—	3	—	—	3
Всего	24	186	8	99	316	6	164	2	145	317

Начало интенсивного роста побегов дифазиаструма трехколоскового отмечено во второй половине мая, массовое появление колосков — в первой декаде июня, а созревание спор наблюдалось в начале сентября. У дифазиаструма Зейлера наступление всех фенологических фаз происходит в основном на 5—7 дней раньше.

В течение 1985—1986 гг. на стационарных площадках в кварталах 49 и 27 Селезовского лесничества изучали также показатели, характеризующие состояние популяций плаунов: изменение числа ортотропных побегов и их возрастного состава, скорость передвижения куртин в пространстве (табл. 1 и 2).

Популяция дифазиаструма Зейлера (кв. 49) расположена в виде дугообразной ленты на границе сосняка лишайникового и сосняка чернично-зеленомошного. Занимает площадь около 200 м². Состояние нормальное. Популяция дифазиаструма трехколоскового (кв. 27) занимает площадь 90 м². Основной биотоп — граница сосняка лишайникового и сосняка зеленомошного.

Как видно из таблиц, на протяжении двух лет заметны изменения возрастного состава ортотропных побегов, причем более четко эти изменения выражены у дифазиаструма трехколоскового. Скорость передвижения куртин в пространстве за вегетационный период 1986 г. составила 30—40 см.

Данные таблиц свидетельствуют о том, что в 1986 г. по сравнению с 1985 г. в исследуемых куртинах дифазиаструмов сократилось число ортотропных побегов, резко уменьшилось число «проростков» и спороносящих побегов, увеличилось число отмирающих ортотропных побегов. Снизилась жизненность популяций, что особенно заметно для дифазиаструма трехколоскового. Фактором, отрицательно повлиявшим на жизненное состояние популяций, явилось переосушение верхних слоев почвы в результате выпадения малого количества осадков.

Одним из показателей, характеризующих экологические условия среды обитания и определенным образом влияющих на жизненность популяций, является вертикальный температурный градиент (ВТГ), т. н. контраст температур между воздухом и почвой. ВТГ характеризует тесную функциональную зависимость температуры воздуха от почвы и позволяет давать комплексную оценку среды обитания в подземной и надземной частях биогеоценоза. Физиологически оптимальным для растений является отрицательный ВТГ, что обусловлено биологической приспособленностью надземных органов к более высоким температурам, чем подземных. Нулевой, а особенно положительный градиенты, — причина преждевременного физиологического старения и вырождения растений (Мякушко, Плюта, 1985).

На стационарной площадке 1, где сомкнутость древостоя составляет 0.5—0.6, имеется редкий подлесок, лесная подстилка мощностью 3 см, ВТГ составляет 1.8. На стационарной площадке 2 при сомкнутости древостоя 0.3—0.4 и отсутствии травяного покрова величина ВТГ составляет до 0.9. Таким образом, в наших условиях более высокий по абсолютной величине ВТГ обеспечивает лучшие экологические условия для популяций исследуемых видов, что влияет на повышение их жизненности, в результате чего они меньше реагируют на изменения в окружающей среде.

Плауны произрастают на дерново-слабоподзолистых почвах с разной толщиной гумусового горизонта. Дифазиаструм Зейлера отмечен на более богатых почвах при толщине гумусового горизонта 5 см, а дифазиаструм трехколосковый — при толщине гумусового горизонта 2 см.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриенко Т. Л., Попович С. Ю., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Полесский государственный заповедник. Киев: Наук. думка, 1986. 202 с. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 190 с. — *Мякушко В. К., Плюта П. Г.* Вертикальные температурные градиенты и их роль в формировании, развитии и поддержании устойчивости лесных фитоценозов // Экология. 1985. № 1. С. 23—29. — *Науялис И. И.* Особенности роста плаунов в лишайниковых сосняках Литвы // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 632—642. — *Протопопова В. В.* Нові для України види роду *Diphasium* C. Presl // Укр. ботан. журн. 1974. Т. 31, № 6. С. 690—694. — *Протопопова В. В.* Семейство *Lycopodiaceae* // Хорология флоры Украины. Киев: Наук. думка, 1986. С. 17—19. — *Уранов А. А.* Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3—8. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Украинская сельскохозяйственная академия,
Киев,
Полесский государственный заповедник,
с. Селезовка.

Получено 18 XI 1987.

УДК 582.675 : 576.312.37

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

В. П. Серов

ИССЛЕДОВАНИЕ КАРИОТИПОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *CLEMATIS* И *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*)

V. P. SEROV. THE STUDY OF KARYOTYPES IN REPRESENTATIVES OF THE GENERA *CLEMATIS* AND *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*)

Исследованы кариотипы 11 видов рода *Clematis* и вида *Atragene speciosa*. Показана высокая стабильность кариотипа у представителей рода *Clematis* s. l. Отмечен сравнительно небольшой размер хромосом у вида *A. speciosa*.

Для решения спорных вопросов систематики необходимо привлечение различных методов исследования, в том числе и кариосистематического. В настоящее время имеется довольно обширная литература по кариологии родов *Clematis* L. (ломонос) и *Atragene* L. (княжик). Согласно классификации O. Langlet (1932), хромосомы представителей рода *Clematis* относятся к *Ranunculus*-типу. O. Meurman и E. Therman (1939) определили числа хромосом у 24 видов и сортов этого рода. W. C. Gregory (1941) в своей сводке приводит обобщенные данн ые уже для 56 видов и сортов. Лишь два из них оказались полиплоидами, что дало Gregory основание указать на редкую встречаемость полиплоидов среди ломоносов. S. Cain (1944) связывал редкость полиплоидии у представителей рода с общей нераспространенностью полиплоидных форм у деревянистых растений. В некоторых случаях отмечалась полиплоидия межвидовых гибридов ломоносов (Shambulingappa, 1966; Бескаравайная и др., 1979).

Сопоставление кариотипов видов рода *Clematis* подсекции *Integrifoliae* было проведено C. Keener (1967), указавшим на различия между американскими таксонами и евро-азиатским *C. integrifolia* L. по числу спутничных хромосом и некоторым другим особенностям кариотипа. M. Dennis (1976), исследовавший североамериканские виды подсекции *Viornae*, указал на большое сходство их кариотипов. Он также отметил, что известные в литературе отклонения от типичного кариотипа в роде *Clematis* (например, у *C. integrifolia* L., по: Meurman, Therman, l. c.) могли быть обусловлены влиянием длительной культуры в ботанических садах. Исследование материала, собранного в природе, как правило, не обнаруживает отклонений от нормы в строении хромосом (см. также Keener, l. c.).

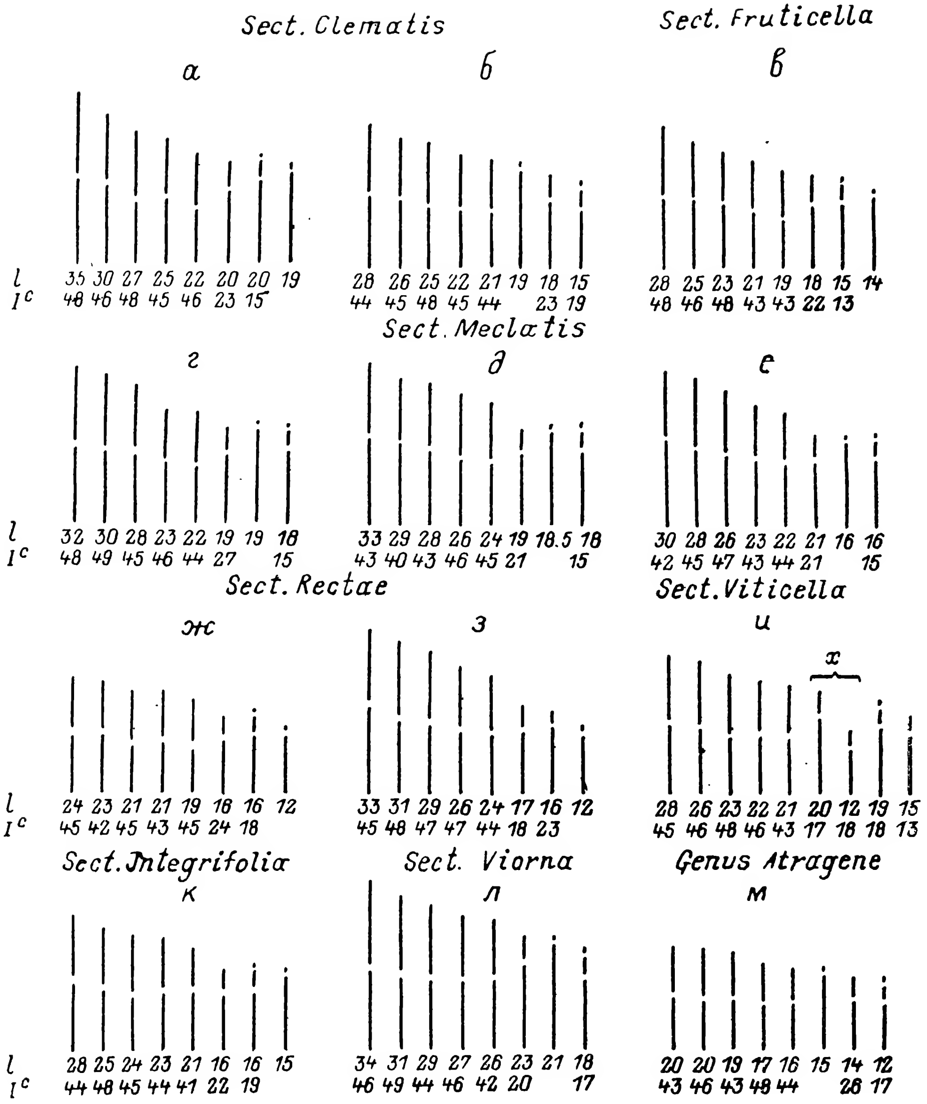
Л. Н. Шрагер и Л. И. Малахова (1979, 1981) исследовали кариотипы видов *C. integrifolia* L. и *Atragene sibirica* (=*C. sibirica* Mill., *A. speciosa* Weinm.). Они предположили, что виды рода *Clematis* s. l., отличающегося стабильностью кариотипа, различаются главным образом по спутничным хромосомам. Ими также были отмечены сравнительно небольшие размеры хромосом княжика сибирского.

Мы провели кариологические исследования 11 видов рода *Clematis* и вида *Atragene speciosa*. Кариотипы изучены на метафазных пластинках из кончиков корней проростков, выращенных в оранжерее. Из них обычной цитологической методикой приготовляли «давленые» препараты. Предварительно обрабатывали 0.25%-ным водным раствором колхицина, затем окрашивали по Фёльгену с предварительным гидролизом в 50%-ной HCl в течение 20 мин при комнатной температуре. Кариотипы исследовали на микрофотографиях (5—7 отобранных пластинок).

Определяли длину хромосом (l), длину короткого плеча (s), центромерный индекс (I^c) и суммарную длину всех хромосом набора (Σl). Для определения морфологического типа хромосом принята терминология, предложенная Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982). У изученных видов нами обнаружены метацентрические (*M*), субакроцентрические (*SA*) и телоцентрические хромосомы (*T*). Результаты измерений приведены на рисунке, где хромосомы на идиограммах расположены в порядке уменьшения их длины.

14 из 15 изученных нами видов являются диплоидными с соматическим числом 2n=16, и только *C. mandshurica* — тетраплоид с 2n=32. Кариотипы всех изученных нами видов рода *Clematis* (из 7 секций), а также вида *A. speciosa* очень единообразны. Набор из 16 хромосом содержит 5 пар метацентрических и 3 пары асимметричных (субакроцентрических и телоцентрических) хромосом. Метацентрические хромосомы постепенно уменьшаются по своей длине и почти не отличаются по I^c. Поэтому различение изученных видов по этим первым 5 парам затруднено. Асимметричные хромосомы представлены тремя типами: 1) субакроцентрические без спутника, как правило, с индексом I^c=20 %; 2) субакроцентрические с I^c=20 % и обычно со спутником; 3) телоцентрические хромосомы со спутником.

Обычно кариотип содержит по одной паре асимметричных хромосом каждого типа. Спутник всегда маленький булавовидный, на коротком плече хромосомы. У *C. campaniflora* мы обнаружили лишь одну пару спутничных хромосом (*T*), а I^c его обеих пар субакроцентрических хромосом примерно равен 17—18 %. В отдельных случаях имелась разница в длине гомологов: у того же



Идиограммы кариотипов родов *Clematis* и *Atragene*.

а — *C. vitalba* (l=197), *б* — *C. brevicaudata* (l=174), *в* — *C. ispahanica* (l=164), *г* — *C. tangutica*; (l=190 *д* — *C. orientalis* (l=195), *е* — *C. serratifolia* (l=198), *ж* — *C. recta* (l=152), *з* — *C. mandschurica* (l=37 2n=32), *и* — *C. campaniflora* (l=164), *к* — *C. integrifolia* (l=168), *л* — *C. fusca* (l=210), *м* — *A. specio* (l=133); х — пара хромосом VI *SA*; l — длина хромосомы в микронах; I^c — индекс центромерный, %.

C. campaniflora в паре VI *SA* и у одного из образцов *C. integrifolia* в паре VII *SA*. Асимметричные хромосомы изученных видов более или менее различаются по размерам. Таким образом, эти три пары могут быть использованы для характеристики видов наряду с другими признаками кариотипа.

Кариотипы двух видов секции *Clematis* — средиземноморского *C. vitalba* и дальневосточного *C. brevicaudata* — различаются по телоцентрическим хромосомам: у *C. vitalba* она самая короткая в наборе, а у *C. brevicaudata* — наиболее длинная среди асимметричных хромосом. У обоих видов самая короткая метацентрическая хромосома (*VM*) почти равна наиболее длинной асимметричной хромосоме. Последняя особенность присуща и *C. ispahanica* из секции

Fruticella, близкой к секции *Clematis*. Этот вид произрастает в СССР в Копетдаге, у северной границы своего ареала. Его спутничные хромосомы примерно равны между собой, но заметно короче субакроцентрической без спутника.

У видов секции *Meclatis*, также близкой секции *Clematis*, три асимметричные хромосомы примерно равны между собой. При этом кариотипы *C. orientalis* и *C. serratifolia* почти идентичны. Кариотип *C. tangutica* характеризуется тем, что IV и V метацентрические хромосомы у него примерно равны по длине друг другу, но заметно короче остальных метацентрических хромосом. Вероятно, это в какой-то мере может служить подтверждением выделения этого своеобразного вида в отдельный ряд.

Виды *C. recta* и *C. mandshurica*, относящиеся к секции *Rectae*, очень похожи по общему габитусу, строению листьев и соцветий. Однако европейский вид *C. recta* — диплоид, а восточно-азиатский *C. mandshurica* — тетраплоид. Кариотипы обоих видов содержат очень короткую телоцентрическую хромосому, которая, как правило, не менее чем вдвое короче самой длинной хромосомы набора (IM). В целом хромосомы *C. recta* несколько короче, чем у *C. mandshurica*. Разница между самой длинной и самой короткой хромосомами ($l_{\mathrm{I}} - l_{\mathrm{VIII}}$) у *C. recta* составляет 6 мкм, а у *C. mandshurica* — приблизительно 9.5 мкм.

Виды подрода *Viorna* Gray — *C. fusca* и *C. integrifolia* — различаются тем, что *C. fusca* имеет более крупные хромосомы, $\Sigma l=104$ мкм, а у *C. integrifolia* $\Sigma l=84$ мкм. Кроме того, у *C. fusca* субакроцентрическая спутничная заметно короче остальных асимметричных хромосом, в то время как у *C. integrifolia* все три асимметричные хромосомы примерно одинаковы по длине. Эти различия, возможно, соответствуют обособленности секций *Integrifoliae* (прямостоячие многолетники с простыми цельными листьями) и *Viorna* (травянистые лианы с перистыми листьями), которые эти виды представляют.

Особенности кариотипа *C. campaniflora* из секции *Viliulla* отмечены выше. Исследованный образец был получен из коллекции Ботанического сада БИН АН СССР и мы не можем с уверенностью утверждать, что отмеченные отклонения от нормального кариотипа не есть результат влияния условий культивирования, существенно отличающихся от естественных.

Хромосомы изученного нами вида княжика *A. speciosa* оказались в 1.1—1.5 раза короче, чем у представителей рода *Clematis*. Относительно невелика у этого растения разница между самой длинной и самой короткой хромосомами набора, всего 4 мкм. Телоцентрическая хромосома оказалась длиннее обеих субакроцентрических, что в роде *Clematis* отмечено лишь у *C. brevicaudata*.

Таким образом, наши исследования подтвердили большое однообразие кариотипов представителей рода *Clematis* s. l. Они особенно сходны по 5 парам метацентрических хромосом, а выявленные различия большей частью касаются асимметричных хромосом. В некоторых случаях удалось показать, что близкородственные виды характеризуются большим сходством кариотипа, например виды секций *Rectae* и *Meolatis*. Это косвенно подтверждает справедливость выделения этих таксонов из секции *Clematis*. Относительно мелкие хромосомы имеет *A. speciosa* (это в свое время отмечали также Шрагер и Малахова, 1979), что, по-видимому, отражает некоторую обособленность видов рода *Atragene* от рода *Clematis*. В целом же выявленные различия носят, как правило, количественный (размеры хромосом), но не качественный (числа хромосом, состав кариотипа) характер.

Однообразие хромосомного набора, как и отсутствие каких-либо существенных различий в кариотипе, у представителей рода *Clematis* и близких к нему родов подтрибы *Clematidinae* Lotsy не раз отмечалось в литературе (Meurman, Therman, l. c., Gregory, l. c., Keener, l. c., Dennis, l. c., Шрагер, Малахова, 1981). Примечательным является тот факт, что из более чем 80 видов рода, у которых определены числа хромосом, лишь 7 оказались полиплоидами. Это относительно низкая доля полиплоидов (меньше 10 %) для цветковых растений, у которых число полиплоидов в среднем составляет от 35 до 52 % (Грант, 1984). Наши исследования подтвердили, что растения вида *C. mandshurica* имеют тетраплоидный набор. Кариотип этого вида представляет собой 4-кратное повторение основного набора и, как и все морфологические признаки этого вида, отличается заметной стабильностью. Вероятно, этот вид уже достаточно долго (если не с момента своего возникновения) существует как автополиплоид.

Обнаруженные нами различия в кариотипе у представителей различных секций рода *Clematis* довольно трудно интерпретировать с таксономической точки зрения. Даже если они не обусловлены ограничением точности методики, все же эти отличия слишком малы для обоснования сколько-нибудь далеко идущих таксономических суждений о различии таксонов. Напротив, отсутствие таких существенных различий в кариотипах представителей различных секций и даже родов, на наш взгляд, может свидетельствовать о том, что стабильность кариотипа (как и чисел хромосом) является характерной особенностью всей этой своеобразной ветви семейства лютиковых. Хромосомные перестройки (типа транслокаций, делеций, инверсий), отмеченные в отдельных случаях (см. также Shambulingappa, l. c., Meurman, Therman, l. c.), по-видимому, не имели какого-нибудь существенного значения в эволюции рода. Однообразие кариотипа создает предпосылки для отдаленной гибридизации. Keener (1967) даже высказал предположение, что гибридизация с последующим отбором благоприятных инбридных линий могла иметь значение как способ видообразования в роде, особенно при колонизации новых местообитаний. Эти предпосылки с успехом реализуются в практике селекционеров, ведь основным способом получения новых сортов декоративных ломоносов является отдаленная гибридизация. По-видимому, возможность гибридизации и интрогрессии и их последствия должны учитываться при исследовании видов рода *Clematis*, особенно таких сложных в систематическом отношении групп родства, как *C. orientalis*, *C. songorica* и некоторых других.

Нам кажется, что различия в строении хромосом представителей такого дифференцированного в таксономическом отношении рода, каким является *Clematis*, должны существовать и могут быть выявлены на ином уровне с помощью более тонких методик. Возможно, именно исследования с помощью дифференциальной окраски или методом гибридизации ДНК дадут дополнительный материал. Род *Clematis* s. l. с его стабильным кариотипом может оказаться благодатным, с этой точки зрения, объектом кариосистематики.

Мы очень признательны сотруднице Ботанического института О. И. Захарьевой, оказавшей нам большую помощь на всех этапах исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1240—1242. — *Бескаравайная М. А., Дьякова М. И., Сахарова Т. П.* Цитологическое изучение представителей рода *Clematis* L. // Бюл. ГБС. 1979. Вып. 113. С. 81—84. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Шрагер Л. Н., Малахова Л. А.* Анализ кариотипов двух видов семейства *Ranunculaceae* // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 731—734. — *Шрагер Л. Н., Малахова Л. А.* Анализ кариотипов *Adonis vernalis* и *Clematis integrifolia* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 438—440. — *Cain S. A.* Foundations of plant geography. New York, 1944. 556 p. — *Dennis M.* Chromosome morphology of *Clematis* subsection *Viornae* // Canad. J. Bot. 1976. Vol. 54. P. 4—9. — *Gregory W. C.* Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae* // Trans. Amer. Phil. Soc. 1941. Vol. 31. P. 443—521. — *Keener C.* A biosystematic study of *Clematis* subsection *Integrifoliae* (*Ranunculaceae*) // J. Elisha Mitch. Sci. Soc. 1967. Vol. 83, N 1. P. 1—41. — *Langlet O.* Über Chrofulomenverhaltnisse und Systematik der *Ranunculaceae* // Svensk Bot. Tidskr. 1932. Bd 26, N 2. P. 381—400. — *Meurman O., Therman E.* Studies on the chromosome morphology and structural hybridity in the genus *Clematis* // Cytologia. 1939. Vol. 1. P. 1—14. — *Shambulingappa K. P.* Cytomorphological studies of *Clematis hatherliensis* (*C. orientalis*×*C. tangutica*) // Cytologia. 1966. Vol. 19. P. 395—401.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VIII 1988.

УДК 582.572.4 : 581.16

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

З. Т. Артюшенко, А. Ф. Николаева

ДВА ТИПА СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У *AMARYLLIDACEAE*

Z. T. ARTJUSHENKO, A. F. NIKOLAEVA.
TWO TYPES OF SEED REPRODUCTION IN *AMARYLLIDACEAE*

Рассматриваются два типа семенного размножения — половой и апомиктический. Обсуждаются различия между способами размножения покрытосеменных растений (семенное и вегетативное) и процессами формирования зародыша в семяпочке (половой и апомиктический). Приводится оригинальный материал по образованию адвентивных зародышей у *Hymenocallis harrisiana*.

Покрытосеменные растения размножаются только двумя способами: семенным и вегетативным. При семенном размножении семя формируется из семязачатка путем полового процесса или апомиксиса. Половой процесс осуществляется в результате оплодотворения яйцеклетки спермием, а при апомиксисе зародыши в семени возникают без оплодотворения из яйцеклетки и других клеток зародышевого мешка (потенциальных гамет) или из клеток ткани семязачатка — нуцеллуса и интегумента (адвентивная эмбриония). В последнем случае число апомиктических зародышей может быть особенно большим, достигать 3—5 и более в семени (Наумова, Яковлев, 1972; Наумова, 1979). Поскольку формирование семени при апомиксисе исходит из семязачатка с использованием половых структур цветка, этот процесс не может рассматриваться как бесполосеменной (Хохлов, 1967) или тем более бесполый (Батыгина, 1987). Бесполое размножение в отличие от вегетативного рассматривается ботаниками еще со времен К. И. Мейера (1937), как размножение при помощи спор (Левина, 1961, 1981). Вегетативное размножение осуществляется без участия полового процесса и половых структур за счет развития нового растения из жизнеспособных вегетативных частей материнской особи большей частью из боковых почек, возникающих на стебле или на видоизмененных побегах. Часто такие органы (листья при вивипарии, корневища, луковицы, клубни, клубнелуковицы и др.) бывают специализированы к функции вегетативного размножения. Кроме того, при повреждении какой-либо части растения на месте травмы образуется меристематическая ткань (каллус), из которой также может возникнуть впоследствии новое растение (Синнот, 1963). Подобное происходит и при культивировании клеток, тканей и органов в условиях in vitro, приводящих к развитию новых особей. Следовательно, вегетативное размножение осуществляется путем формирования почки или каллуса, т. е. процессов, не аналогичных тем, которые имеют место при формировании семени.

В связи с изложенным следует обратить внимание на неверное представление о двух процессах: размножении, т. е. увеличении числа особей (propagatio, reproductio) и формировании зародыша, находящегося только в семени. Непони-

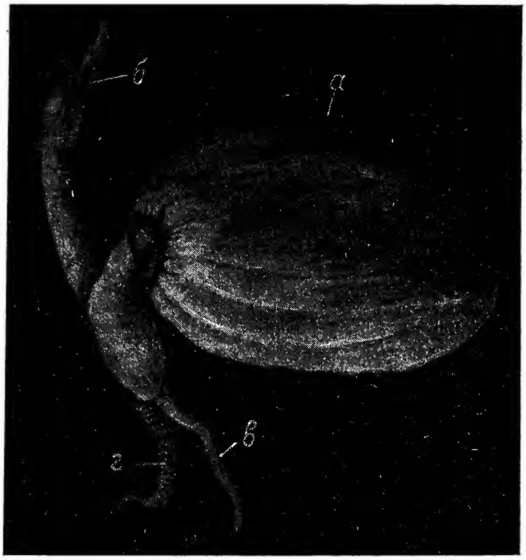


Рис. 1. Проросшее семя *Crinum asiaticum*.
а — семя, *б* — 1-й и 2-й листья, *в* — зародышевый корень, *г* — втягивающий корень. (Фотография О. К. Никифорова).

мание различий между двумя этими явлениями может привести к неверным выводам. Это убедительно показано Л. И. Орел и М. М. Лодкиной (1988) в рецензии на работу Батыгиной Т. Б. (1987), которая не разобралась в различии между процессами размножения растений (семенное и вегетативное) и формирования зародыша в семяпочке, преобразующейся впоследствии в семя. В результате этого непонимания Батыгина выдвинула «новую концепцию» бесполого размножения у цветковых растений.

Половой и апомиктический (по Батыгиной, «бесполый») процессы протекают только в семяпочке при формировании зародыша и сами по себе не являются еще способом размножения. Лишь когда семяпочка преобразуется в семя, являющееся единицей семенного размножения, можно говорить о размножении. Понятия же половой и апомиктический относятся только к способу формирования зародыша в семязачатке и, естественно, протекают только в процессе формирования семени. Следовательно, использование понятий половое и бесполое размножение для покрытосеменных должно быть точным и определенным, соответствующим реально существующим в природе явлениям. Неясности в их понимании и использовании вносят путаницу и приводят к созданию сомнительных классификаций (Батыгина, 1987), в которых семена с апомиктически образовавшимися зародышами включаются в вегетативное размножение.

Интересный случай семенного размножения наблюдался у амариллисовых.

Амариллисовые размножаются вегетативно и семенами. Вегетативное размножение осуществляется почками, расположенными в пазухах чешуй на донце, а семенное — семенами, у которых из зародыша вырастает новое растение.

Семена амариллисовых двух типов: уплощенные, легкие, иногда окаймленные узким крылом, легко переносимые ветром или округлые, угловатые, гладкие или морщинистые, мясистые, которые выпадают из пленчатой разрывающейся коробочки и прорастают в непосредственной близости от материнского растения, иногда прорастают в коробочке на растении.

Прорастание семян подземное, т. е. единственная семядоля остается в семени. Из семени вначале появляется зародышевый корешок, а вслед за ним — подсемядольное колено. Между базальной частью корня и семядольного влагалища формируется гипокотиль, на верхней части которого возникает почка и вскоре из нее появляется 1-й и вслед за ним 2-й листья. Зародышевый корень вскоре отмирает и возникают адвентивные корни, из которых несколько втягивающих. По мере формирования чешуй в почке увеличивается и число адвентивных корней (рис. 1).

При проращивании семян некоторых растений было отмечено появление нескольких проростков, возникающих из дополнительных зародышей в одном семени, это явление получило название полиэмбрионии. Для амариллисовых впервые это заметил Traub (1966). Раскладывая свежесобранные семена (в начале лета) *Hymenocallis mexicana* (из Мексики), Traub следил за их состоянием и в сен-

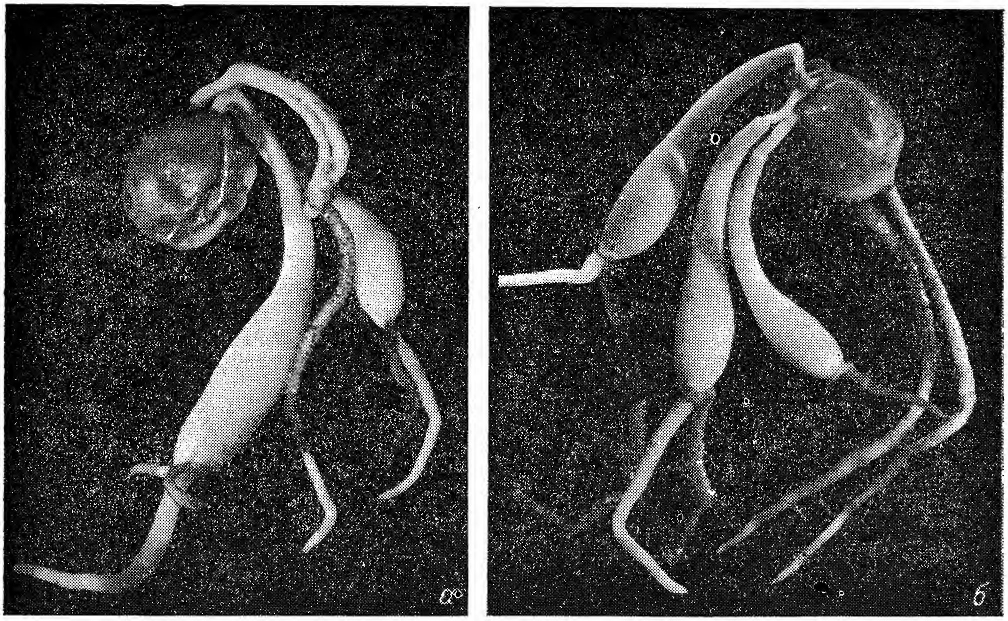


Рис. 2. Два проросших семени *Hymenocallis harrisiana.*

а — с тремя проростками, *б* — с пятью проростками, у двух на поверхность вышли только адвентивные втягивающие корни, луковички находятся еще внутри семени. (Фотографии О. К. Никифорова).

тябре отметил их прорастание. У нескольких семян появилось по 2 проростка, причем у двух семян проростки располагались на противоположных концах, а у одного — на одном. Разрезав эти семена, он обнаружил по 2 зародыша в каждом семени. Это же явление спустя почти 20 лет наблюдал G. Newton (1985) у ряда мексиканских видов *Hymenocallis*: *H. howardii*, *H. glauca*, *H. sonorensis*, *H. maximilliani* и *H. chiapasina.* Наиболее ярко полиэмбриония была выражена у последнего вида. Во всех случаях возникало по 2—3 проростка, которые были нормально развиты и в дальнейшем хорошо росли и цвели. В одном случае семя образовало 5 проростков. Из них 2 самых маленьких также увеличивались в размере и нормально развивались. В одном случае образовались 2 карликовые луковички — 0,3 см в диаметре, которые не увеличивались в размере, но и не отмирали. Иногда луковички развивались внутри семени и только корень выходил на поверхность, раскалывая семя. Такие луковички изогнуты, гораздо меньше нормальных, но вполне здоровые, как и другие.

Проростки ряда видов *Hymenocallis* в первый год жизни образуют только луковички, которые, отделившись от семени, существуют самостоятельно под землей, не образуя первого листа. Он появляется только на следующий год над поверхностью, а вслед за ним развиваются новые листья.

Во время изучения онтогенеза мексиканского вида *Hymenocallis harrisiana* Herb. мы также отметили образование нескольких проростков из одного семени. Семена этого вида были получены из Амстердама, быстро проросли и выращивались в оранжерее при температурном режиме в зимнее время 19—21 °С, весной 21—25 °С и летом 23—30 °С; в солнечные летние дни температура достигала 39—42 °С. В этих условиях растения нормально развивались, цвели и плодоносили.

Семена *Hymenocallis* зеленой окраски с сизоватым налетом, непрозрачные, гладкие, до 2×1 см размером. В одной коробочке содержится не более 4 семян.

Зрелые свежие семена нашей репродукции высевали в легкую земляную смесь

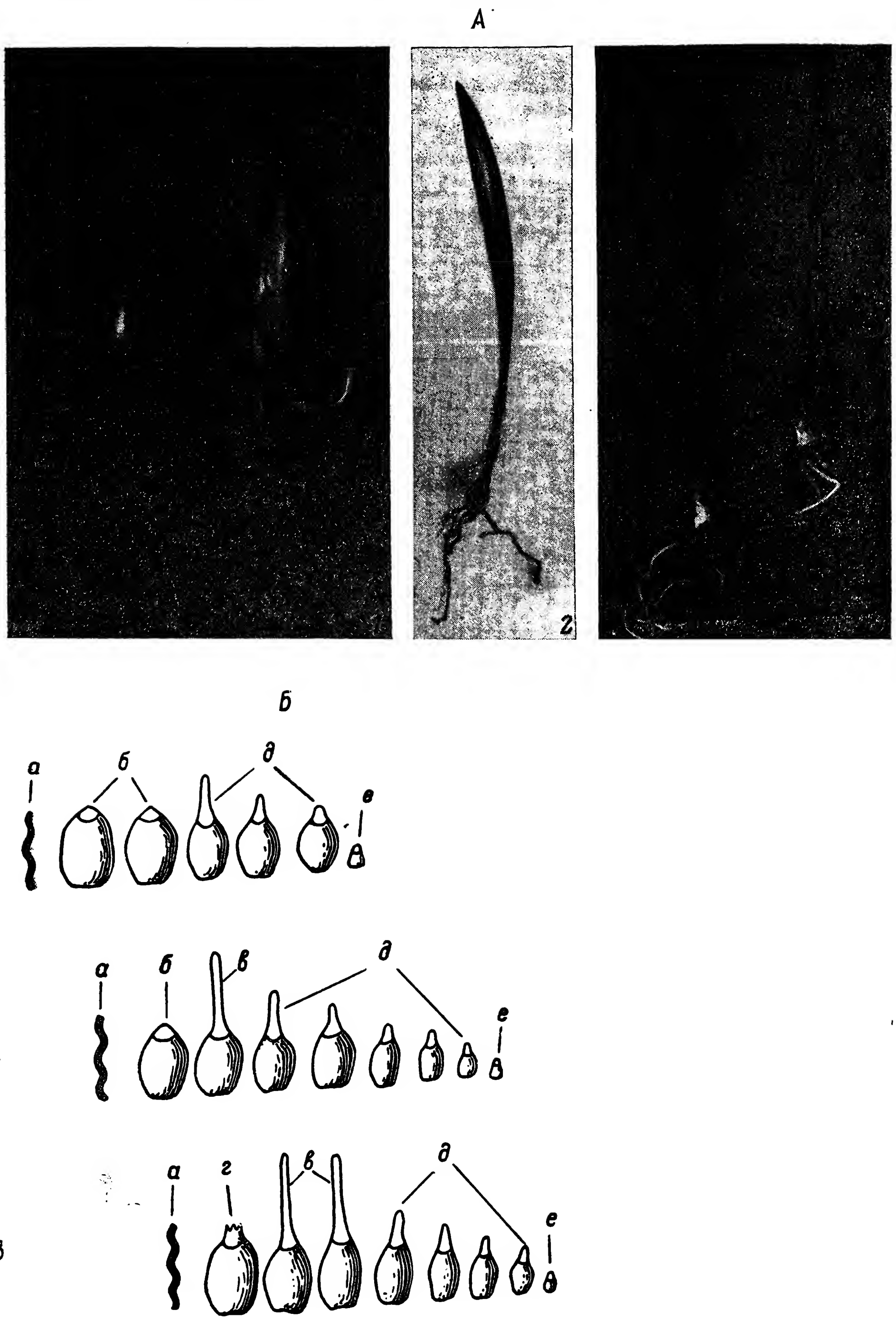


Рис. 3. Общий вид проростков (*А*) и строение луковиц (*Б*) *Hymenocallis harrisiana* в 1, 2 и 3-й годы жизни.

а — отмершая низовая чешуя, *б* — живые низовые чешуи, *в* — вегетирующие листья, *г* — чешуя из основания листа с отмершей листовой пластинкой, *д* — формирующиеся листья, *е* — конус нарастания. (Фотографии О. К. Никифорова).

и содержали в этой же оранжерее. При прорастании семян через 1—2 недели после посева, а иногда прямо в коробочке на материнском растении было отмечено появление 2—3, реже 5 проростков из одного семени (рис. 2). Прорастание характеризуется появлением зародышевого корня, вслед за которым из семени выходит семядольное влагалище; между ним и первичным корнем формируется донце, на котором закладываются низовые чешуи и за счет питательных веществ семени формируется луковица. В 1-й год жизни проростка первый зеленый лист в отличие от большинства амариллисовых не появляется. Через 2—3 месяца влагалищная чешуя отмирает и становится светло-коричневой, покрывая луковичку. Одновременно на донце формируются придаточные корни, большей частью втягивающие, а внутри под покровной чешуей образуются 2 очень сочных, мясистых, белых, замкнутых чешуи, зачаток первого листа, а вслед за ним еще 2 листовых зачатка.

В таком виде через 2—3 месяца луковица отделяется от семени, через некоторое время отмирают и корни. В этом состоянии луковица остается до мая следующего года (рис. 3, *а*, *б*).

В мае, на следующий после посева год, из луковицы появляется первый зеленый лист, узко-ланцетный, суженый в нижней части, 19 см длины и до 1.5 см ширины (рис. 3, *в*).

При разборе луковицы в конце ее вегетации оказалось, что от прошлого года сохранилась одна низовая чешуя, а вторая является разросшимся основанием зеленого листа, две чешуи — разросшиеся основания листовых зачатков и три новых листовых зачатка (рис. 3, *г*).

В апреле следующего года вегетируют уже 2 листа и закладываются зачатки новых листьев (рис. 3, *д*, *е*).

С отмиранием низовых чешуй, возникших у проростка, в дальнейшем в луковице закладываются только листовые чешуи, т. е. разросшиеся, базальные, замкнутые части листьев. Лишь при заложении цветоноса лист, ему предшествующий, не имеет замкнутого влагалища.

Пути возникновения нескольких зародышей в одном семени могут быть следующими:

1) развиваются 2 и более зародышевых мешка в одной семяпочке, что часто встречается у однодольных, например у злаков (*Poa*);

2) зародыш развивается из синергид или антипод;

3) зародыш развивается из клеток нуцеллуса или интегумента (у крассинуцеллятных семяпочек — из нуцеллуса).

В последнем случае развитие зародыша происходит в зародышевом мешке с использованием эндосперма, возникшего в процессе оплодотворения или без него — апомиктически. Явление адвентивной эмбрионии, с которой мы имеем дело, является способом семенного, а не вегетативного размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Новое представление о бесполом размножении и его классификация у цветковых (в свете экспериментальных данных). Львов: V Всесоюз. шк. по теорет. морфологии растений, 1987. С. 92—97. — *Ворсобина Л. И.*, *Солнцева М. П.* Особенности цветения и процесс оплодотворения у некоторых амариллисовых // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л.: Наука, 1979. С. 28—38. — *Левина Р. Е.* Многообразие и эволюция форм размножения растений. М.: Учпедгиз, 1961. 39 с. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 97 с. — *Мейер К. И.* Размножение растений. М.: Сельхозгиз, 1937. 284 с. — *Наумова Т. Н.* Семяпочка, макроспорогенез, микро- и макрогаметогенез у *Sarcococca humilis* Hort. (*Buxaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 635—645. — *Наумова Т. Н.*, *Яковлев М. С.* Адвентивная эмбриония у покрытосеменных // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 8. С. 1006—1021. — *Орёл Л. И.*, *Лодкина М. М.*, *Батыгина Т. Б.* Новое представление о бесполом размножении и его классификация у цветковых (в свете экспериментальных данных) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1363—1367. — *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 603 с. — *Хохлов С. С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи соврем. генетики. 1967. № 1. С. 43—104. — *Newton G.* *Hymenocallis* from seed. // Herbertia. 1985. Vol. 41. P. 83—85. — *Traub G.* Polyembryony in *Hymenocallis mexicana* // Plant Life. 1966. Vol. 22. P. 49.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,

Получено 15 XII 1988.

УДК 582.26; 581.4 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

К. М. Хайлов

РЕЛЬЕФНОЕ ОТОБРАЖЕНИЕ СВОЙСТВ ПЛАСТИН ПЛАНТАЦИОННОЙ И ПРИРОДНОЙ *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*)

K. M. KHAILOV. THE RELIEF PICTURE OF PLATE CHARACTERISTICS IN *LAMINARIA SACCHARINA* (*PHAEOPHYTA*) GROWN UNDER NATURAL AND PLANTATIONAL CONDITIONS

Принцип рельефной карты применен к пластине *Laminaria saccharina* для визуализации пространственного распределения таких неявных параметров, как содержание в тканях пластины сухих веществ, воды, удельная поверхность. Рельефные отображения строятся на основе исследования стандартных круглых высечек, рационально размещенных на поверхности пластины. У растений, обитающих на плантации и в природных условиях, выявлены различия в распределении веществ, что важно с практической точки зрения при оценке качества слоевищ при культивировании ламинарий. Показано, что метод высечек может использоваться для оперативной оценки количества запасных веществ и предуборочной готовности ламинарии при плантационном выращивании.

Пластина ламинарии является местом образования и транспорта продуктов фотосинтеза и одновременно местом отложения и хранения (в зимний период) запасных веществ, в том числе хозяйственно ценных — маннита и альгинатов. Будучи плоским образованием, пластина удобна для того, чтобы представить ее в виде рельефной «карты», выявляющей неявные свойства, ценные для практиков и имеющие научный интерес для ботаников и физиологов растений. Рельефное отображение можно получить, применив для исследования стандартные круглые высечки, распределенные по пластине соответственно задаче исследования. На высечках могут быть сделаны разнообразные морфометрические, физиологические и биохимические измерения и анализы. В статье будут рассмотрены результаты морфометрии и некоторых других измерений, выявляющие отдельные свойства пластины.

Материал и методы

Работу проводили на плантациях в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря (ММБИ АН СССР) и на о-ве Соловки (Агаровый завод ВРПО «Севрыба»). На о-ве Соловки растения отбирали также из неэксплуатируемой донной популяции и на той части дна, где регулярно осуществляется промысловый сбор водорослей. В Баренцевом море растения были отобраны в первых числах мая 1985 г., в период интенсивного весеннего роста, в Белом море — в середине

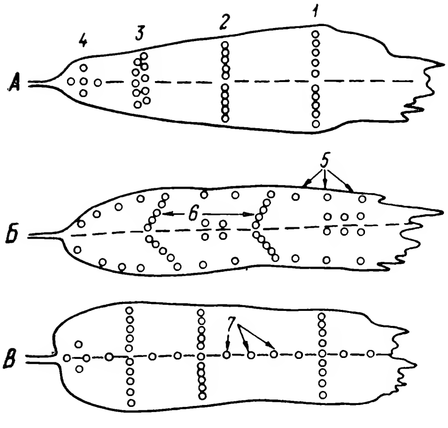


Рис. 1. Типичные формы пластин *Laminaria saccharina* из донных местообитаний (*В*) и с плантации в толще воды (*А*, *Б*).

1—7 — варианты расположения высечек. Пунктирная линия — центральная линия пластины.

сентября 1986 г., в период предзимнего формирования запасов питательных веществ в пластине.

Поставлены две методические задачи: 1) получить по разным параметрам взаимосвязанные топографические отображения пластин, предполагая, что в них отразится формирование метаболических запасов растений, выросших в разных условиях (дно, толща воды на плантации); 2) испытать пригодность метода высечек для экспрессной оценки запаса сухих веществ в популяционных выборках. Для решения первой задачи из каждого биотопа отбирали 3—4 типичных растения, поэтому результаты характеризуют не популяцию, а отражают условия роста данных слоевищ. Схемы расположения высечек на пластине показаны на рис. 1. Поперек пластины делали 3—4 ряда высечек диаметром 21 мм и площадью 692 мм^2 с обеих сторон по 10 штук в каждом ряду поочередно (рис. 1, *1*, *2*) или уплотненно (*3*), а у основания пластины — крестообразно (*4*), чтобы охватить тонкие края и утолщенные ткани. На некоторых пластинах высечки располагали по самому краю (*5*), косыми поперечными рядами (*6*) или по средней линии (*7*).

Все высечки нумеровали, измеряли расстояние l_d каждой высечки от средней линии пластины (рис. 1, *пунктир*), индивидуально у каждой определяли сырую массу W_1 и сухую массу W_2, рассчитывали массу биологически связанной воды ($W_{\mathrm{H_2O}}=W_1-W_2$) и безразмерный показатель $C_w=W_2/W_{\mathrm{H_2O}}$, по смыслу представляющий собой концентрацию сухого вещества в биологически связанной воде. Высечки взвешивали на торзионных весах, что практически доступно в полевой обстановке. Этот материал послужил для получения рельефных отображений пластин. Рис. 2—6 построены на основании исследований нескольких групп высечек (от 40 до 50 из каждого слоевища).

Для решения второй задачи на о-ве Соловки были взяты 3 выборки: 16 слоевищ разного размера с поводцов плантации на глубине 1.5—2 м, 44 слоевища со дна в зоне промысла и вблизи плантации на глубине 3—4 м и 11 слоевищ со дна вблизи плантации на глубине около 7 м. В этих выборках измеряли длину каждой пластины, сырую массу каждого слоевища и у основания каждой пластины делали по 5 высечек (рис. 1, *4*), у которых определяли W_1, W_2, $W_{\mathrm{H_2O}}$, C_w и рассчитывали их среднюю удельную поверхностную плотность УПП$=W_2/S$, где S — поверхность высечки.

Результаты и обсуждение

Для плантационной *L. saccharina* в Баренцевом и Белом морях характерна форма пластины, показанная на рис. 1, *Б*. На рис. 2, *А* показана топография пластины с баренцевоморской плантации в мае по параметру C_w. По профилю пластины наблюдается относительно равномерное распределение концентрации вещества в биологически связанной воде с небольшим повышением к краям пластины и вдоль центральной линии. По величине удельной поверхности (рис. 2, *Б*) наблюдается примерно такое же распределение S/W_2 с небольшой тенденцией к его повышению от основания к верхушке, а также от центральной

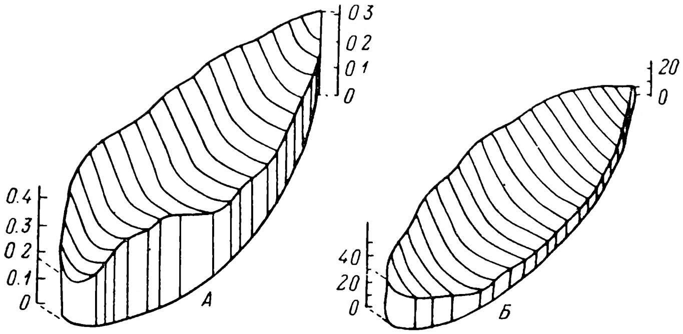


Рис. 2. *А* — концентрация сухих веществ в биологически связанной воде (C_w); *Б* — удельная поверхность пластин с баренцевоморской плантации в начале мая (S/W мм^2·мг$^{-1}$, сухая масса).

линии к краям пластины. Понятно, что распределение УПП зеркально по отношению к S/W и поэтому на рисунке не приводится. Напомним, что интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу массы обычно прямо пропорциональна величине удельной поверхности, что описано у морских макрофитов (Хайлов, Парчевский, 1983) и у высших наземных растений (Тооминг, 1984). Количество воды в высечках (рис. 3) увеличивается в 3—5 раз от края к центральной линии и в меньшей мере от верхушки к основанию. Такое распределение воды с небольшими отклонениями наблюдалось у всех исследованных пластин, независимо от места и времени их сбора, поэтому график на рис. 4 не будет далее повторяться.

Для природной ламинарии, растущей на площади промыслового сбора (о-в Соловки) при значительном движении воды, характерны суженные у основания слоевища (рис. 1, *А*) с двурядной продольной гофрировкой. В зарослях ламинарии, растущей в 2—3 км от этого места, вблизи берега, при медленном движении воды типичны слоевища, расширенные у основания (рис. 1, *В*) с неупорядоченной гофрировкой почти по всей нижней части пластины. В отличие от плантационных у растущих на дне слоевищ наблюдается существенно иная топография по параметру C_w. Значительное повышение концентрации вещества наблюдается в центральной части пластины (рис. 4, *А*) или она относительно равномерно повышается от верхушки к основанию (рис. 5, *А*). Интересно отметить, что во втором случае пластина в нижней ее части имеет мелкобугорчатую упругую гофрировку почти по всей ширине пластины, за исключением краев. Гофрировка усиливается от верхушки к основанию. В случае же, показанном на рис. 4, *А*, гофрировка сосредоточена на склонах области, которая топографически имеет вид крутого холма в центральной части пластины. Непосредственно вдоль центральной линии (желоб на рис. 4, *А*) пластина сильно утолщена, но гофрировка сглажена. Топография пластин донных слоевищ по величине удельной поверхности (рис. 4, *Б*; 5, *Б*) подобна той, которая в менее выраженной форме наблюдается у слоевища плантационной ламинарии: истонченные ткани, способные к наиболее интенсивному фотосинтезу, распределены по краям и в верхней части пластины, тогда как основная функция базальных тканей — место отложения органических и минеральных веществ. Это не позволяет им иметь интенсивный (в расчете на единицу массы) фотосинтез.

Обратим внимание на то, что на рис. 2—5 край пластины по каждому параметру показан не ровной, а волнистой линией, что соответствует варьирующей величине каждого параметра. Этот результат получен при сопоставлении высечек, часто расположенных по краю пластины (рис. 1, *5*). Неравномерно и распределение всех параметров вдоль центральной линии пластины. Как следует из рис. 6, поперечная «волнистость» пластины характерна и для плантацион-

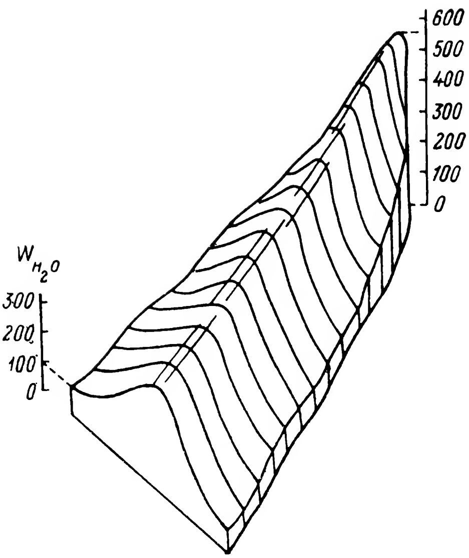


Рис. 3. Количество воды (мг) в высечках из пластин с беломорской плантации в середине сентября.

ной (*А*), и для природной (*Б*) ламинарии, хотя у последней она выражена сильнее. Масса сухого вещества и его концентрация в биологически связанной воде необязательно коррелируют друг с другом, хотя в большинстве случаев такая корреляция наблюдается (рис. 6, *А*).

Перейдем к результатам по высечкам у основания каждой пластины из популяционных выборок, отобранных на плантации и на разной глубине в донных биотопах. Из рис. 7 следует, что по сырой индивидуальной массе выборки охватывают бо́льшую часть типичного размерного ряда — от 10 г до 0.9 кг, включая взрослые растения, используемые для получения маннита и альгинатов. При значительной дисперсии значений УПП и C_w наблюдается закономерное их увеличение в размерном ряду. Оно происходит быстрее в начале ряда и замедляется по мере роста, однако, судя по отсутствию плато на кривых у растений, обитающих на глубине 4 м, ни УПП, ни содержание вещества в биологически связанной воде не достигают максимума, т. е. дальнейший рост и накопление в тканях запасных веществ возможны даже в сентябре. Действительно, проведенные одновременно с этой работой опыты С. А. Ковардакова и С. Е. Завалко показали, что в сентябре скорость роста плантационной ламинарии все еще весьма значительна. Отметим, что различий между выборками донной и плантационной ламинарии, растущей на глубине не более 4 м, по высечкам, сделанным у основания пластины, не наблюдается. Между тем донные растения с глубины около 7 м существенно отличаются по УПП и по C_w от плантационных. Рост на глубине около 7 м приводит к быстрому увеличению концентрации вещества в биологически связанной воде, после чего эта величина остается постоянной. УПП ламинарии на глубине 7 м увеличивается значительно медленнее, чем у обитателей меньших глубин, и во взрослом состоянии вдвое ниже, чем у последних в том же районе. Этот результат показывает, что метод высечек может использоваться для экспрессной диагностики состояния популяции по запасу сухого вещества на единицу поверхности слоевища. Из рис. 7 следует, что достаточно 20—30 растений для оценки среднего уровня накопления сухого вещества. Если УПП ниже 10—12 мг сухого вещества на 1 см^2, то растения еще не достигли достаточной уборочной зрелости.

Совокупность приведенных данных показывает, что рельефные «карты» пластин наглядно отражают их скрытые свойства. Каждый рельеф в отдельности показывает пространственное распределение одного параметра. Наиболее интересно сопоставление рельефов, составленных по нескольким взаимосвязанным параметрам. Измеряемые параметры могут быть подобраны так, чтобы разносторонне охарактеризовать функциональное состояние растений или их предуборочное качество. Несколько рельефных отображений, взятых последовательно во времени, могут отражать онтогенетические или иные изменения слоевищ. Возможны и другие варианты использования рельефных отображений. Для целей контроля за плантационным выращиванием ламинарии наиболее целесообразно определение в высечках содержания маннита и альгината. Судя

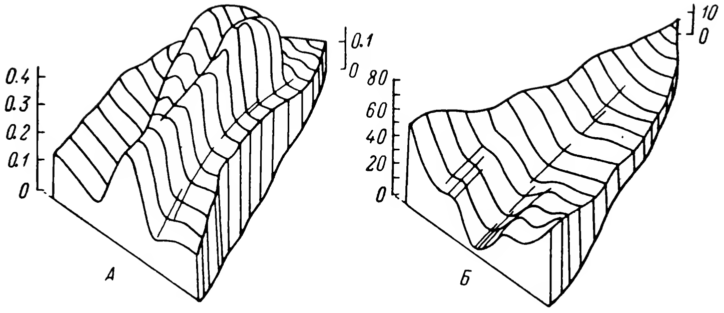


Рис. 4. То же, что и на рис. 2 (у беломорских растений с участка дна, где проводится промысловый сбор ламинарии).

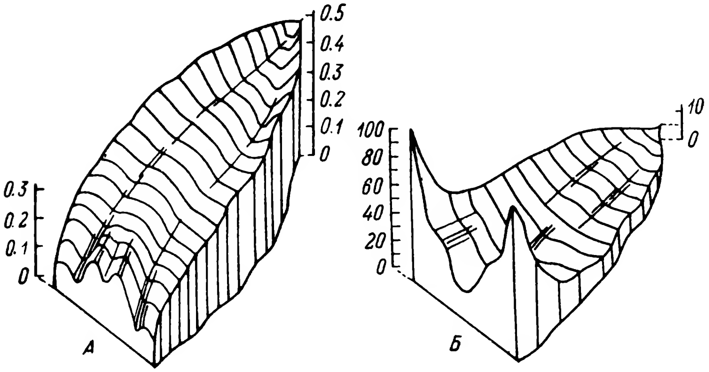


Рис. 5. То же, что и на рис. 2 (у беломорских растений с прибрежного участка дна, глубина 2—3 м).

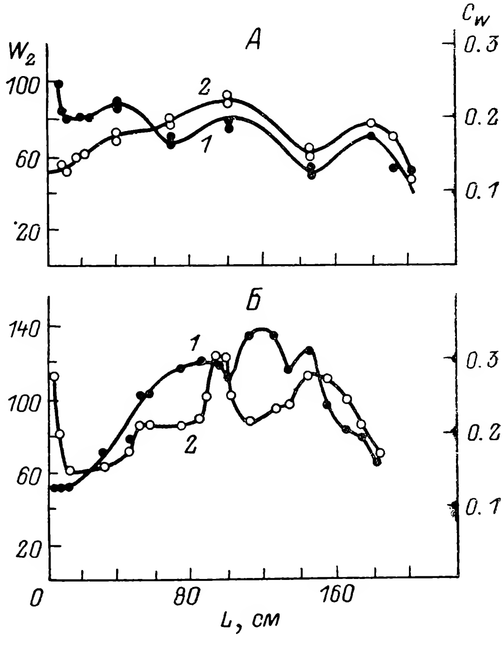


Рис. 6. Измерение по длине (*L*) пластины сухой массы (*1*) высечек и концентрации сухих веществ в биологически связанной воде (*2*) вдоль центральной линии (см. рис. 1) у плантационных (*А*) и донных (*Б*) растений.

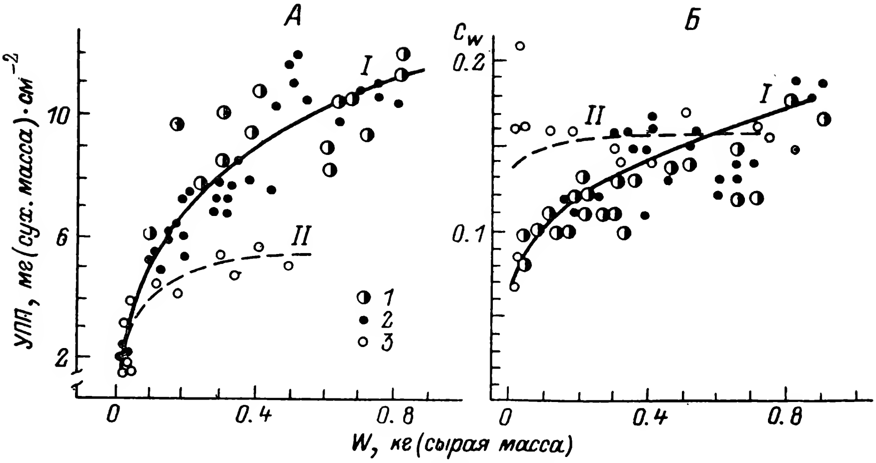


Рис. 7. *А* — связь УПП пластины беломорских растений с индивидуальной сырой массой (W_1) слоевища, *Б* — связь концентрации сухого вещества в биологической воде (C_w) с индивидуальной сырой массой слоевища.

I — растения с плантации, *II* — растения из донного биотопа; *1* — растения с плантации, *2* — растения из донного биотопа с глубины 3—4 м, *3* — растения из донного биотопа с глубины около 7 м.

по рельефам содержания сухих веществ в биологически связанной воде, распределение маннита и альгинатов также будет неравномерным, вероятно, оно окажется связанным с величиной удельной поверхности или УПП. Простота метода при использовании таких параметров, как в этой работе, позволяет считать его удобным для экспрессной оценки состояния отдельных слоевищ, природных и плантационных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 263 с. — *Хайлов К. М.*, *Парчевский В. П.* Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев: Наук. думка, 1983. 252 с.

Институт биологии южных морей АН УССР,
Севастополь.

Получено 12 III 1987.

УДК 582.824.3 : 57 (235.216) (—15)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

И. В. Борисова, Р. С. Верник, Т. Норбобаева

НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *HYPERICUM SCABRUM* (*HYPERICACEAE*) В ЗАПАДНОМ ТЯНЬ-ШАНЕ

I. V. BORISOVA, R. S. VERNIK, T. NORBOBAEVA.
SOME BIOLOGICAL FEATURES OF *HYPERICUM SCABRUM* (*HYPERICACEAE*)
FROM THE WESTERN TIEN SHAN

Рассматривается жизненный цикл зверобоя шероховатого в природных растительных сообществах бассейна р. Чирчик. Выявлены продолжительность генеративного периода (3 года) и большого жизненного цикла (10 лет). Приведена характеристика возрастной структуры и продуктивности наиболее распространенных популяций. Как возрастной состав, так и эксплуатационная фитомасса динамичны. Описаны природная динамика возрастного состава и влияние заготовок сырья на продуктивность популяции.

Природные заросли фармакопейного растения зверобоя пронзенного *Hypericum perforatum* L. в бассейне р. Чирчик Западного Тянь-Шаня истощены. В связи с этим в настоящее время производятся заготовки зверобоя шероховатого *Hypericum scabrum* L., который встречается здесь на больших площадях. По данным Х. Х. Халматова и соавторов (1984), этот вид близок по фитохимическому составу зверобою пронзенному: 15.02 и 16.10 % смол, 8.5 и 8.0 % сахаров, 6.71 и 7.43 мг % каротина, 0.13 и 0.17 % аскорбиновой кислоты, 0.22 и 0.23 % эфирного масла, 5.03 и 5.32 % антоцианов, 4.50 и 7.25 % слизи, 0.90 и 1.80 % флавоноидов, 10.50 и 9.84 % дубильных и других веществ соответственно. Сумма флавоновых веществ, выделенных из травы зверобоя шероховатого, идентична составу флавоноидов из зверобоя пронзенного (кверцетин, гиперозид, кверцитрин и рутин). Она увеличивает диурез в эксперименте на 63.6 и 86 % соответственно в дозе 10 мг/кг.

Биологические и популяционные особенности зверобоя шероховатого, знание которых необходимо для обоснования приемов рациональной эксплуатации, изучены недостаточно.

Hypericum scabrum — примитивный полукустарничек, близкий к травам. Побеги его моноциклические. В год растение развивает две генерации побегов: весеннюю (ортотропные, генеративные или вегетативные с овальными, сочнозелеными листьями) и летне-осеннюю (плагиотропные, вегетативные с линейно-ланцетными, более мелкими, сизыми от опушения листьями). У весенних побегов, несущих генеративные органы, в прирост остается 10—20 % длины (2—8 см). Побеги обогащения отмирают полностью. У летне-осенних (летних) побегов в прирост остается до 25 % длины побега (3—6 см). Почки возобновления закладываются на оставшейся в прирост части побегов данного года. Если на следующий год они не прорастают, то остаются в качестве резерва на многолетних частях побегов.

Семена зверобоя коричневые, цилиндрической формы, 2 мм дл. и 0.8 мм шир. Масса 1000 семян 520±1.58 мг. Длительность латентного периода не выявлена.

Большой жизненный цикл *H. scabrum* ранее изучался в Таджикистане в ущелье Кондара (южный склон Гиссарского хребта) Е. И. Барабановым и С. Г. Зайчиковой (1982). Авторы пришли к выводу, что генеративный период у данного вида продолжается всего 1—2 года, т. е. проявляется тенденция к монокарпичности. Отмечено, что число генеративных побегов в 1-й год цветения варьирует в пределах 3—7, а на 2-й их образуется всего 1—3, т. е. у него отсутствует «восходящий», по терминологии А. П. Пошкурлат (1973), этап генеративного периода. Эти особенности могут явиться причиной слабой устойчивости данной популяции к заготовкам, так как заготавливаются растения в фазе цветения.

Зверобой шероховатый как доминант нами описан на Чаткальском хребте. Он образует эфемерово-зверобоевые сообщества на высоте 1450 м над ур. м., а выше (1600 м над ур. м.) формирует первый ярус среди розы кокандской в эфемерово-туркестанскоосоково-зверобоевом розарии на смытых каменисто-щебнистых склонах. На этой же высоте в верховьях Паркентсая описано зизифорово-зверобоевое сообщество среди разреженных зарослей арчи зеравшанской. В этих сообществах проективное покрытие почвы зверобоем достигает 30 %.

Более широко распространены сообщества, где зверобой шероховатый является субдоминантом. На высотах 900—1500 м над ур. м. зверобой поселяется на террасированных склонах среди посадок древесных культур в ячменево-боярышниковом и ячменево-арчовом редколесьях. На склонах гор Каржантау встречаются зверобоево-ячменевые сообщества (Hordeum bulbosum+Hypericum scabrum) среди посадок *Amygdalus communis*, среди редколесья *Crataegus pontica* — душицево-прангосово-ячменево-смешаннобоярышниковые (Crataegus pontica+C. turkestanica — Hordeum bulbosum+Prangos pabularia+Origanum tytthanthum) сообщества и др.

На склонах Чаткальского хребта среди арчового редколесья на высоте 1500 1600 м над ур. м. описаны зверобоево-эремурусово-прангосовое (Prangos pabularia+Eremurus regelii — Hypericum scabrum), зизифорово-зверобоево-душицевое (Origanum tytthanthum+Hypericum scabrum+Ziziphora pedicellata), зверобоево-душицево-ячменевое (Hordeum bulbosum+Origanum tytthanthum+ +Hypericum scabrum)+сообщества и др. Проективное покрытие почвы зверобоем 10—20 %.

Продуктивность популяций зверобоя шероховатого колеблется в пределах от 37 кг/га (при проективном покрытии 10—15 % и обилии sp_2) до 130—150 кг/га (при проективном покрытии 30 % и обилии cop_1 и выше). Преобладают низкопродуктивные ценопопуляции, что было отмечено также П. К. Закировым с соавторами (1985).

Для того чтобы не допустить истребления зарослей при их активной эксплуатации, необходимо обоснованно определить периодичность заготовки растений (оборот заготовок). Постановка прямых опытов требует длительного времени и для всего разнообразия ценопопуляций практически невозможна. Мы попытались использовать для этих целей данные по биоморфологическим особенностям, онтогенезу, численности (плотности) и возрастному составу основных ценопопуляций.

Как известно, прохождение растением онтогенеза в разных экологических условиях различно. В 1986—1987 гг. нами проведен биоморфологический анализ экземпляров зверобоя разного возраста и различных возрастных состояний. Абсолютный возраст определялся подсчетом годичных колец на срезе основания материнского побега по методу Г. М. Ладыгиной (1959). Учитывалось, что в год образуются побеги двух генераций и соответственно этому два кольца за год. Возрастные состояния определялись по критериям, предложенным Т. А. Работновым (1950) с уточнениями, сделанными О. В. Смирновой с соавторами (1976).

На характеристике виргинильного периода онтогенеза зверобоя мы остановимся коротко, так как в данных условиях он в основном протекает так же, как в Таджикистане (Барабанов, Зайчикова, 1982).

В бассейне р. Чирчик в первый год вегетации растение проходит этапы проростка, ювенильный и вступает в имматурный. Семена прорастают в апреле. Гипокотиль 10 мм длиной выносит на поверхность две овальные семядоли 2·1 мм, с нижней стороны окрашенные, как и гипокотиль, с верхушечной почкой в центре. Длина первичного корня 3—4 см, он образует 1—2 боковых корня. Через 10—15 дней проросток представляет собой безрозеточный побег 15 мм дл. с семядолями 2·1.5 мм, двумя овально-ланцетными предлистьями и 3—4 парами листьев линейно-ланцетной формы 7 мм дл. и 2.5 мм шир. (рис. 1). К концу мая семядоли отмирают.

В ювенильном возрастном состоянии побег при 5.2±1.1 см дл. в среднем имеет 6 междоузлий (рис. 1, *j*). В июле—августе материнский побег в базальной части полегает и из нижних узлов формируется один, реже два ортотропных побега, растение переходит в имматурное состояние. К осени основной (плагиотропный) побег на большую часть длины отмирает, а ортотропные побеги II порядка достигают 10—12 см дл. Иногда ортотропные побеги ветвятся, образуя к осени побеги III порядка с сизоватыми линейной формы более мелкими зимующими листьями. Корень стержневой, со множеством тонких боковых корней (III порядка), углубляется в почву на 15—20 см (рис. 1, im_1).

В имматурном возрастном состоянии растение первый раз зимует. Таким образом, в первый год вегетации формируются три порядка побегов.

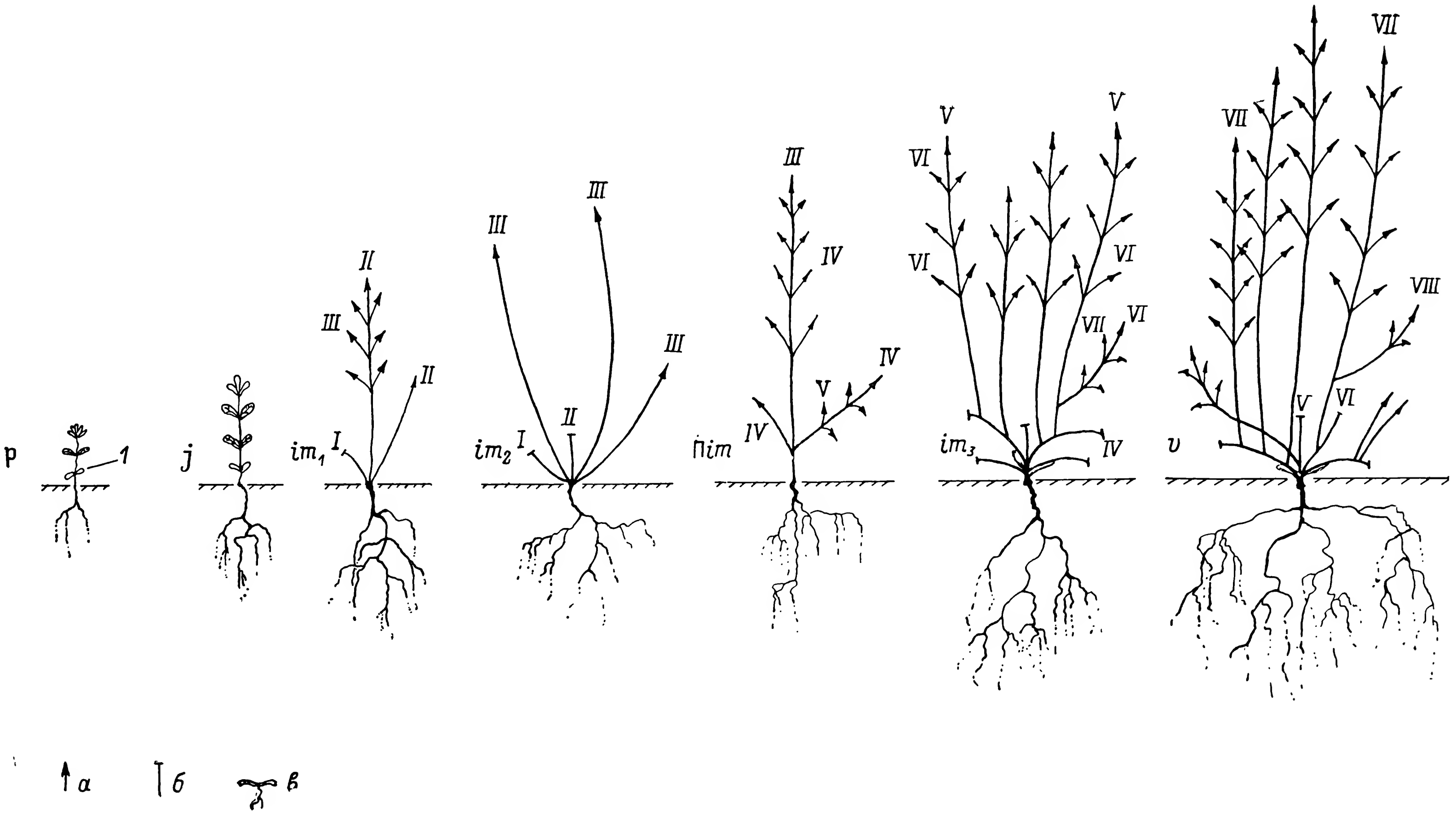


Рис. 1. Виргинильный период онтогенеза *Hypericum scabrum* (схема побегов).

а — вегетативные побеги, *б* — многолетняя часть отмерших побегов, *в* — каудекс, р — проросток (*1* — семядоли), *j* — ювенильное растение, im_1 — имматурное растение первого года вегетации, im_2 — имматурное растение второго года вегетации, Пim — отдельный ортотропный побег, im_3 — имматурное растение третьего года вегетации, *v* — виргинильное растение; *I*—*VIII* — порядки ветвления побегов.

На 2-й год жизни перезимовавшие побеги на $^2/_3$ длины отмирают (вместе с побегами III порядка), и в прирост остаются нижние метамеры побегов I и II порядков. Из почек, заложенных в узлах базальной части побегов II порядка, формируются побеги III порядка: 1—2 весенние ортотропные нормально развитые, 1—2 (3) побега обогащения и 1—2 летне-осенних побега (рис. 1, im_2).

Эти побеги морфологически различны. Весенние ортотропные нормально развитые побеги III порядка достигают 15—18 см дл. (рис. 1, Π_{im}). Они ветвятся и несут листья двух типов — овальные с пластинкой 8—10·2—4 мм и расположенные на побегах IV порядка узко-ланцетные размером 7·2 мм. В нижних узлах побегов III порядка иногда формируются побеги обогащения IV порядка. Они короче, почти не ветвятся и несут только крупные овальные листья. В июле эти побеги засыхают, а у основных побегов опадают крупные листья. Начинают отрастать летне-осенние побеги IV порядка с узко-ланцетными листьями, несущие в пазухах побеги V порядка. К осени они достигают 8—12 см дл. и полегают. Это — зимующие побеги. В 5—6 нижних узлах (одревесневшей части) этих побегов закладываются зимующие почки. Они открытого типа, от 1 до 10 мм дл., одиночные или разветвленные (несущие у основания 1—2 дочерние почки) и образованы 6—14 зелеными овальной формы полуобъемлющими чешуями, налегающими друг на друга. Длина оси наиболее развитых почек до 5 мм. Следовательно, на второй год вегетации формируются побеги III—V порядков. Весенний побег — это система побегов трех порядков, но в прирост остаются базальные части побегов III и IV порядков.

Корень достигает 30—35 см глубины, обильно ветвится до IV порядка.

Имматурный возрастной этап продолжается 2—3 года. Многолетняя часть побегов одревесневает на длину 3 см и наблюдается омертвение коры. У 3-летних растений развивается до 5—6 побегов, отходящих от нижних узлов плагиотропных побегов прошлого года (IV порядка). Это — побеги V и VI порядков. Из них 3—4 весенних до 20 см дл. с 25 ± 1.1 метамерами и 1—2 летне-осенних, зимующих. Многолетняя часть, образованная основаниями плагиотропных побегов, диам. 3 мм, дл. 20 мм, покрыта омертвевшей корой (рис. 1, im_3).

Таким образом, перезимовавший ортотропный побег IV порядка на 3-й год вегетации несет систему побегов 3 порядков: весенние побеги V порядка, в свою очередь ветвящиеся, и летне-осенние VI порядка, образующие боковые побеги VII порядка. В прирост остаются базальные части побегов V и VI порядков. Корень сохраняет стержневой характер, но формирует хорошо развитые боковые корни, примерно такой же длины, как и основной (30—35 см).

На 3—4-й годы вегетации растение достигает взрослого вегетативного возрастного состóяния (рис. 1, *v*). Оно продолжается 1—2 года. Диаметр основания многолетней части в этом возрасте достигает 4—5 мм, дл. 5—7 см, число ортотропных побегов 4—7 (10), их дл. 25—30 см, число междоузлий 31.6 ± 1.4 (средние данные из 10 измерений), дл. 1—5 мм у основания и в верхней части и до 15 мм в средней (рис. 2, *v*). Корень ветвится до V порядка. Длина корней II порядка достигает 40 см, глубина проникновения до 40—50 см. Весной на перезимовавших летне-осенних побегах образуются ортотропные ветвящиеся побеги и побеги обогащения. Летом, после отмирания побегов обогащения, из нижних узлов ортотропных побегов отрастают мелколистные (5·1 мм), зимующие побеги, до 15 см длины. Они также ветвятся, образуя до 11 пар мелколистных боковых побегов. Таким образом, весенние ортотропные побеги в этом возрастном состоянии также представляют собой систему побегов 3 порядков ветвления. В прирост у 4-летних растений останутся основания побегов двух порядков — весеннего VII и летне-осеннего VIII.

Корень стержневой, с глубины 5 см многократно ветвящийся (5 порядков ветвления) со множеством всасывающих светло-коричневых корешков. Главный корень и корни II порядка покрыты темной корой. Продолжительность всего виргинильного периода от (2) 4 до 6 лет.

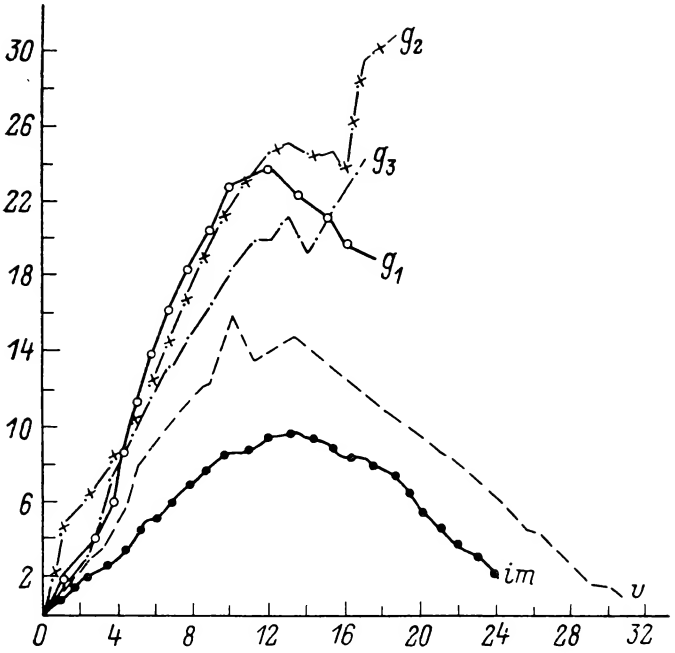


Рис. 2. Длина междоузлий побегов *Hypericum scabrum* в различных возрастных состояниях.

im — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — стареющее генеративное возрастные состояния. На оси абсцисс — порядок междоузлий, по оси ординат — длина междоузлий, мм.

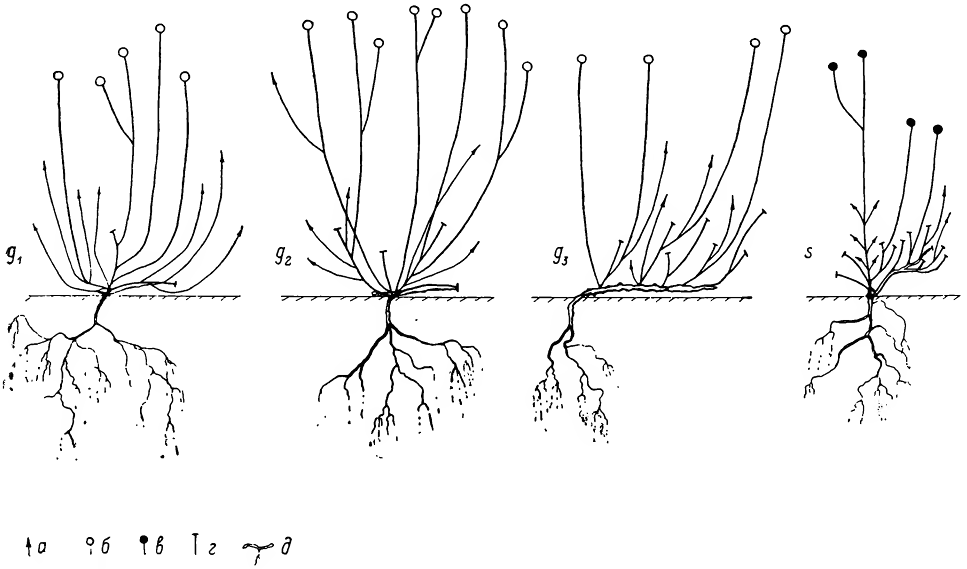


Рис. 3. Схема побегов *Hypericum scabrum* у молодых (g_1), средневозрастных (g_2), стареющих (g_3) генеративных и сенильных (*S*) особей.

а — вегетативный побег, *б* — генеративный живой побег, *в* — генеративный побег предыдущего года, *г* — многолетняя часть отмерших побегов, *д* — каудекс.

Генеративный период в особо благоприятных условиях (на залежах) наступает на 3-й год, в природных сообществах на 4—5-й годы жизни, реже позже. Цветоносные побеги, как и вегетативные, формируются из почек, заложенных на базальной части побегов предыдущего порядка. Основания многолетних побегов образуют хорошо выраженный каудекс,[1] который объединяет несколько партикул.

Нами выделены три возрастных состояния в генеративном периоде. В 1-й год цветения на базальных частях плагиотропных побегов предыдущего года образуется 1—3 (4) генеративных побега 30.8±1.9 см дл. с 17±0.4 междоузлиями (до соцветия). Длина междоузлий возрастает от 8 мм в нижней части побега до 30 мм под соцветием (рис. 2). Число весенних вегетативных ортотропных побегов у различных экземпляров изменяется в значительных пределах — от 5 до 16, в среднем 7.7±0.6 (рис. 3, g_1). Их длина 8—15 см. Летом они засыхают, но формируются до 7 летне-осенних, частично восходящих побегов, в среднем 15 см дл.

Генеративные и вегетативные весенние ортотропные побеги по характеру облиственности неотличимы. Они несут ланцетные листья (15) 10·2 (4) мм и в их пазухах боковые веточки с линейными листьями 7·1 мм. Более крупные ланцетные листья опадают в июле, в период созревания семян. Эти растения характеризуют восходящий этап генеративного периода онтогенеза (Пошкурлат, 1973).

Плагиотропные побеги прошлого года весной в нижних узлах помимо генеративных и вегетативных ветвящихся побегов образуют 1—2 (3) вегетативных не ветвящихся побега 10—12 см дл. на тонких стеблях с междоузлиями 2—3 (10) мм дл. и овальными листьями. Это побеги обогащения, потом они отмирают. Корень сохраняет стержневой характер с боковыми корнями до 5 порядков. Он проникает до 60 см глубины, а радиус корневой системы достигает 40 см.

На 2-й год цветения образуется 8—10 и более генеративных побегов 25—30 (35) см длиной с 18±0.3 междоузлиями (рис. 3, g_2). Среднее растение 4—5 лет состоит из 4 партикул, многолетние части которых образуют каудекс 3—4 см дл., 5—7 мм в диам. На растении обычно образуется до 8 побегов обогащения и 2—3 летне-осенних восходящих побега до 20 см дл. с 14 междоузлиями от 4 до 10 мм дл. (рис. 2). В нижних 10 узлах последних закладываются зимующие почки.

Корень стержневой, у основания диам. 7 мм, с глубины 5—6 см обильно ветвится до 5 порядков. Глубина проникновения в почву до 60 см (рис. 4).

В пойме р. Пскем на высоте 1500 м над ур. м. встречаются особо крупные экземпляры с числом генеративных побегов 30—40 и дл. до 50 см на 4-й год жизни. Верхнее междоузлие у этих экземпляров достигает 45 мм дл. Они имеют 10—12 побегов обогащения (3—5 вегетативных и 5—7 летних). Подобные гигантские экземпляры не образуют зимующих почек и осенью отмирают.

Это мощный этап генеративного развития. Для него характерно возрастание числа генеративных и резкое уменьшение вегетативных побегов — как весенних, так и зимующих. К сентябрю остаются зелеными только летние зимующие побеги.

Таким образом, в отличие от данных Барабанова и Зайчиковой (1982), в изученном регионе у зверобоя шероховатого на 2-й год цветения число генеративных побегов возрастает вдвое и более, даже если растение на этом заканчивает жизненный цикл.

Старение начинается с 3-го года цветения в возрасте (6) 7—8 лет. Стареющие генеративные особи обычно имеют мертвые партикулы. Так, у 6-летнего экзем-

---

[1] Поскольку у полукустарничков система партикул не имеет особого названия, а *H. scabrum* — примитивный полукустарничек, близкий к травам, его многолетнюю часть мы условно называем, как и у трав, каудексом.

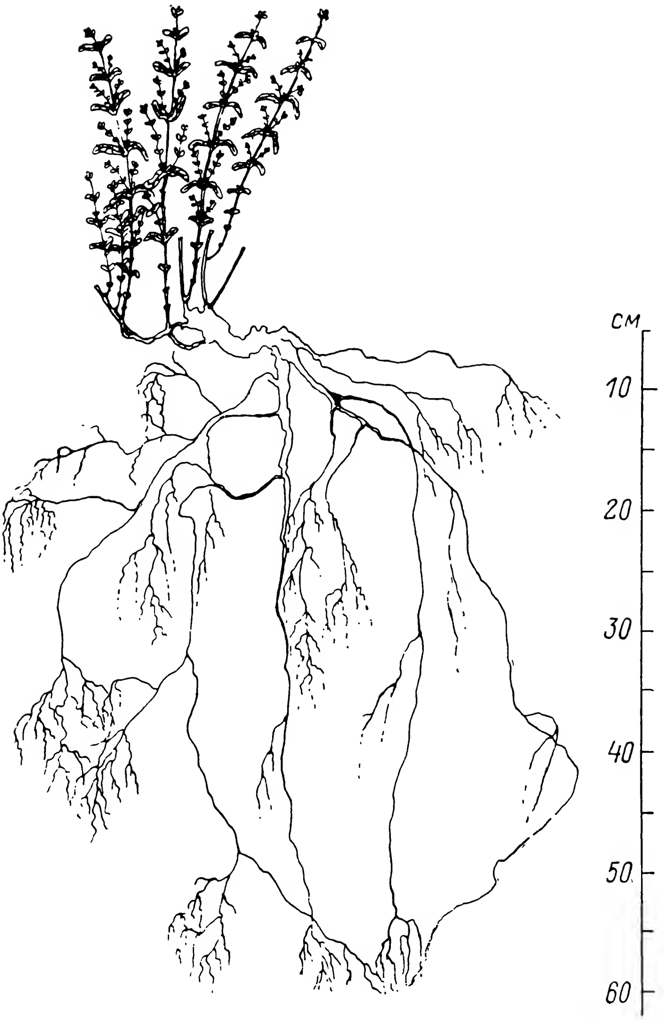


Рис. 4. Корневая система *Hypericum scabrum* в средневозрастном генеративном состоянии.

пляра из 5 партикул 2 были мертвыми. 3 живые партикулы несли 4 генеративных побега и 5 вегетативных (рис. 3, g_3). Средняя длина генеративного побега 30 см, число междоузлий 16±1.1 (рис. 2). У другой особи этого же возраста, состоящей из 3 живых партикул, был всего 1 живой (25 VII 1987) и 3 прошлогодних генеративных побега. Из нижних узлов прошлогодних генеративных побегов отрастало по 2—4 слабых вегетативных побега. Кроме того, заметны остатки отмерших ранее побегов.

Найдена также шестилетняя особь (5 VI 1987) с 3 мертвыми и 2 живыми партикулами. Одна из них несла генеративный побег 15 см выс., а другая — весенний вегетативный побег 10 см выс. Живых почек на побегах мы не обнаружили. Надо полагать, что осенью это растение отомрет, не вступая в сенильное возрастное состояние.

У 7-летнего экземпляра, состоящего из 6 партикул, 2 были мертвыми. Растение несло 17 генеративных (хотя очень тонких, слабых) побегов и 10 побегов обогащения. Летне-осенние побеги на этом возрастном этапе часто не формируются.

№ участка	Дата	Сообщество	Высота над ур. моря	Проективное покрытие, %	Обилие по Друде	Всходы на 1 м^2	Численность на 1 м^2
25	25 V 1986	Эфемерово-зверобоевое на смытых каменисто-щебнистых склонах	1450	10	sp_3	11.2	3.7
124	9 V 1987	Зверобоево-душицево-ячменевое среди старых посадок ореха грецкого	1050	15	sp_3	—	4.0
221	18 IX 1987	Зверобоево-ревенево-вишневое среди разреженных арчовников	1500	10	sp_2	0.5	2.5
224	19 IX 1987	Васильково-шлемниково-зверобоевое среди разреженных арчовников	1500	15	sp_3	0.2	3.2
53	25 V 1986	Зверобоево-зизифоровое среди разреженных арчовников	1500	20	sp_3	5	4.1
		Среднее				4.2	3.5
211	6 VI 1987	Зверобоево-прангосовое среди разреженных арчовников	1600	10	sp_2	4.1	6.0
212	7 VI 1987	Зверобоево-алычево-прангосовое среди арчового редколесья	1600	25	sp_1	6.0	9.3
217	9 VI 1987	Душицево-зверобоево-зизифоровое среди арчового редколесья	1550	25	sp_1	9.9	12.4
218 и 219	10 VI 1987	Пырейно-зверобоево-душицевое среди старых посадок яблони	1400	20	sp_3	5.3	7.5
		Среднее				6.3	8.8
213	7 VI 1987	Душицево-зверобоево-зизифоровое среди алычево-боярышникового редколесья	1600	20	sp_3	13	6.6
207	5 VI 1987	Зизифорово-зверобоевое среди разреженных арчовников	1600	30	cop_2	1.5	21.5
		Среднее				7.2	14.0

* Числитель — число особей на 1 м^2; знаменатель — процент; *j* — ювенильные; *im* — имма g_3 — старые генеративные; *S* — сенильные; *M* — отмершие особи.

Корень сохраняет стержневой характер. Он покрыт черной мертвой корой. Состоит из главного, 4 корней II порядка и относительно небольшого числа корней III—V порядков. В этом возрастном состоянии резко уменьшается число всасывающих корней.

Таким образом, судя по большинству просмотренных нами генеративных особей, генеративный период у зверобоя шероховатого в основном продолжается 3 года.

популяций *Hypericum scabrum* L.*

im	v	g_1	g_2	g_3	s	M	Продуктивность, кг/га	Характеристика популяции
$\frac{0.8}{20}$	$\frac{0.6}{15}$	$\frac{1.9}{52}$	$\frac{0.5}{13}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	48	Молодая неполночленная прогрессивная
$\frac{1.4}{35}$	$\frac{0.5}{12.5}$	$\frac{1.2}{30}$	$\frac{0.9}{22.5}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	34	Молодая неполночленная
$\frac{1.0}{40}$	$\frac{0.3}{12}$	$\frac{0.9}{36}$	$\frac{0.3}{12}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	39	То же
$\frac{1.1}{34}$	$\frac{0.5}{16}$	$\frac{0.8}{25}$	$\frac{0.6}{19}$	$\frac{0.2}{6}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	44	» »
—	$\frac{0.7}{17}$	$\frac{1.4}{34}$	$\frac{0.8}{20}$	$\frac{1.2}{29}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	39	» »
$\frac{0.8}{25.8}$	$\frac{0.6}{14.5}$	$\frac{1.2}{35.4}$	$\frac{0.6}{17.3}$	$\frac{0.3}{7}$				
—	—	$\frac{0.8}{13}$	$\frac{1.7}{28}$	$\frac{2.0}{33}$	$\frac{0.9}{16}$	$\frac{0.6}{10}$	75	Средневозрастная неполночленная
$\frac{2.1}{23}$	$\frac{1.1}{11}$	$\frac{2.7}{30}$	$\frac{1.4}{15}$	$\frac{1.6}{17}$	$\frac{0.3}{3}$	$\frac{0.1}{1}$	100	Средневозрастная полночленная
$\frac{2.7}{22}$	$\frac{1.1}{9}$	$\frac{1.9}{15}$	$\frac{3.2}{26}$	$\frac{2.1}{17}$	$\frac{1.0}{8}$	$\frac{0.4}{3}$	180	То же
$\frac{2.5}{33}$	$\frac{0.5}{6.5}$	$\frac{0.4}{6}$	$\frac{1.2}{16}$	$\frac{2.1}{28}$	$\frac{0.5}{6.5}$	$\frac{0.3}{4}$	130	» »
$\frac{1.8}{20.3}$	$\frac{0.7}{8}$	$\frac{1.4}{16}$	$\frac{1.9}{21.6}$	$\frac{1.9}{21.6}$	$\frac{0.8}{8}$	$\frac{0.3}{4.5}$	121.2	
$\frac{0.8}{12}$	$\frac{1.0}{15}$	$\frac{0.6}{9}$	$\frac{0.4}{7}$	$\frac{2.7}{40}$	$\frac{1.1}{17}$	$\frac{0}{0}$	80	Стареющая неполночленная
$\frac{1.4}{6}$	$\frac{0.8}{4}$	$\frac{2.6}{12}$	$\frac{4.6}{21}$	$\frac{8.8}{41}$	$\frac{1.7}{8}$	$\frac{1.6}{8}$	200	Стареющая полночленная
$\frac{1.1}{8}$	$\frac{0.9}{6}$	$\frac{1.6}{11}$	$\frac{2.5}{18}$	$\frac{5.7}{41}$	$\frac{1.4}{10}$	$\frac{0.8}{6}$	140	

турные; v — виргинильные; g_1 — молодые генеративные; g_2 — средневозрастные генеративные;

Сенильный период выражен на 7—9-м году вегетации. Надземная часть у сенильных растений представляет собой систему многолетних скелетных осей, на которых сохраняются отмершие годичные побеги предыдущих лет вегетации. Плагиотропный многолетний побег, каудекс, длина которого обычно не превышает 7 см, а диаметр 7—8 мм, несет до 6 партикул (часть из них полностью сухие, остальные частично). Живых вегетативных побегов в партикуле мало (4—5 до

10 см длины), они отходят от нижней части прошлогодних побегов (рис. 3, *S*).

У описанного 8 VII 1987 8-летнего сенильного экземпляра сохранилось 8 сухих генеративных побегов (прошлого года) и 14 вегетативных (из них 5 мертвых). У 9-летнего сенильного растения, описанного 25 VII 1987, состоящего из 3 крупных партикул, 2 несли только мертвые побеги (на одной — 1 генеративный прошлого года и 7 вегетативных, а на второй — 4 вегетативных). У живой партикулы был лишь один вегетативный побег и 3 сухих.

Сенильный период выражен не у всех растений. Встречаются экземпляры, которые отмирают сразу после прохождения генеративного цикла развития. Растений старше 9 лет мы не встретили.

Поскольку у зверобоя заготавливают лишь генеративные побеги, то наибольшая продуктивность должна быть характерна для средневозрастных популяций, несущих большее число генеративных побегов. Нами изучены возрастной состав и численность у ценопопуляций зверобоя на Угамском и Чаткальском хребтах на высотах от 1000 до 1600 м над ур. м., где в основном производится заготовка лекарственных растений.

Весьма типична ценопопуляция зверобоя шероховатого в эфемерово-зверобоевом сообществе на коричневых смытых каменисто-щебнистых почвах с деградированным в результате антропогенного воздействия (выпас скота и большая рекреационная нагрузка) растительным покровом.

Участок 25 описан 25 V 1986 на северном макросклоне Чаткальского хребта близ спорткомплекса «Чимган» на высоте 1450 м над ур. м. Численность популяции 37 тыс/га. Она приведена без учета всходов и ювенильных особей, так как, по нашим данным, из растений этих возрастных состояний сохраняется менее 10 %. Популяцию мы считаем молодой, прогрессивной, несмотря на преобладание особей генеративного периода онтогенеза, так как 52 % составляют молодые генеративные растения. Всходов много — 112 ± 12.4 тыс/га, а сенильных и мертвых экземпляров не отмечено (см. таблицу). Продуктивность этой популяции невелика — 48 кг/га воздушно-сухой массы.

Значительно более продуктивны полночленные популяции с преобладанием растений среднего и старшего генеративного возраста, несущие максимальное число генеративных побегов. Так, например, в душицево-зверобоево-зизифоровом сообществе среди алычево-боярышникового редколесья (участок 213, описан 7 VI 1987 в западных отрогах Чаткальского хребта, северо-западный склон, 25° по Наупарахсаю — правому притоку Паркентсая, обилие зверобоя sp_3) численность популяции достигает 66 тыс/га, всходов и ювенильных особей 130 тыс/га. По возрастному составу преобладают растения старого генеративного этапа онтогенеза — 40 %, а в виргинильном периоде — только 27 % особей ($im+v$). Как видно из таблицы, это полночленная начинающая стареть популяция. Ее продуктивность 80 кг/га воздушно-сухого веса.

Наиболее продуктивна из описанных нами популяция в зизифорово-зверобоевом сообществе среди разреженных арчовников (участок 207, описан 5 VI 1987 на западном макросклоне Чаткальского хребта, расположен на юго-восточном склоне 20° крутизны, 1600 м над ур. м.). Обилие зверобоя на участке cop_2, всходов и ювенильных особей 150 тыс/га, а численность популяции превышает 200 тыс/га. Возрастной состав: имматурных 6 %, виргинильных 4, молодых генеративных 12, среднего возраста 21, стареющих 41, сенильных и мертвых 16 %. Как видно, это стареющая, полночленная и, возможно, регрессивная популяция, так как виргинильных растений мало. Высокая продуктивность (200 кг/га) обусловлена большой численностью генеративных особей — 160 тыс/га ($g_1=26$ тыс/га, $g_2=46$ тыс/га, $g_3=88$ тыс/га). Таким образом, продуктивность популяции зависит от численности и возрастного состава особей генеративного периода онтогенеза. Как видно из приведенного материала и данных таблицы, наиболее продуктивны средневозрастные и стареющие популяции зверобоя шероховатого. Эти же популяции отличаются наибольшей динамичностью структуры и возрастного состава, так как при недостаточном числе взрослых вегетативных особей и большом числе стареющих генеративных, которые больше плодоносить не будут, численность популяции начнет резко снижаться. На участке 207 на следующий после определений год из 160 тыс экз/га генеративных особей выпадет 88 тыс экз/га растений 3-го года цветения, а в генеративный период вступит только 8 тыс взрослых вегетативных экземпляров $(g_1+g_2+g_3)-g_3+v$. Таким образом, на этом участке численность генеративных особей, формирующих урожай сырья, на следующий год уменьшится на 50 %.

У средневозрастных популяций численность генеративных особей изменится менее значительно. Как видно из данных таблицы, средняя численность генеративных особей в год исследований $(g_1+g_2+g_3)$ составила 52 тыс экз/га. Из них g_3 — 19 тыс экз/га, а виргинильных (v), которые станут молодыми генеративными — 7 тыс экз/га. Следовательно, численность генеративных особей на следующий после исследований год составит 52—19+7=40 тыс экз/га, т. е. уменьшится более чем на 20 %.

Наиболее устойчивы по продуктивности молодые популяции. В молодых популяциях средняя численность генеративных особей составила 21 тыс экз/га, из них g_3 — 3 тыс экз/га, а виргинильных 6 тыс экз/га. На следующий год выпадут особи g_3, но все виргинильные перейдут в генеративные, т. е. численность генеративных особей (21—3+6=24) увеличится на 3 тыс экз/га.

Наиболее стабильны по численности нормальные популяции с равномерным распределением особей по возрастному составу.

Заготовки сырья вносят существенные коррективы в естественную динамику численности, возрастного состава и продуктивности популяции.

Выводы

В природных растительных сообществах в бассейне р. Чирчик жизненный цикл зверобоя шероховатого продолжается 7—10 лет. Из них 3 (4)—5 лет занимает виргинильный период онтогенеза и только 3 года генеративный. Сенильный период длится 1—2 года, он не всегда выражен. При обильном цветении на 2-й год генеративного периода почки возобновления не всегда закладываются, и растение отмирает.

В генеративном периоде можно выделить 3 возрастных состояния: а) молодые генеративные особи характеризуются преобладанием вегетативных побегов над генеративными, слабо развитым каудексом; б) средневозрастные — наибольшим числом генеративных побегов, их преобладанием над вегетативными; в) стареющие — наличием сухих побегов и мертвых партикул, хорошо выраженным каудексом.

Формируются 3 типа побегов: а) весенние — ортотропные, 20—30 см длиной, ветвящиеся, с ланцетными листьями у основания боковых побегов и линейными на последних, летом часть этих побегов развивает генеративные органы; б) весенние — побеги обогащения с более тонким стеблем, слабо или совсем не ветвящиеся, олиственные листьями с более широкой пластинкой, почти овальными, в июне засыхают; в) летние (летне-осенние), вначале ортотропные, затем восходящие, к осени полегающие, плагиотропные с узкими мелкими листьями. Зимуют зелеными.

Ценопопуляции зверобоя шероховатого резко различаются по плотности — от 1.3—3.7 до 21 растения на 1 м^2 и по восстановительным процессам — от 0.25—1.5 до 13 всходов и ювенильных особей на 1 м^2.

Наиболее плотные ценопопуляции зверобоя шероховатого с хорошо развитыми особями встречаются в сообществах, где коренная растительность нарушена хозяйственной деятельностью человека.

В средневозрастных и стареющих, наиболее пригодных для эксплуатации ценопопуляциях генеративные особи преобладают над виргинильными. Поддержание численности ценопопуляций достигается путем семенного размножения, что подтверждается обилием всходов в благоприятных условиях.

Популяции зверобоя шероховатого отличаются динамичностью численности и возрастного состава.

Исходя из возрастной структуры ценопопуляций и биологических особенностей зверобоя шероховатого можно заключить, что ежегодные заготовки сырья не нарушат природную динамику продуктивности только в том случае, если объем заготовок не будет превышать продуктивности стареющих особей, которые и по естественным причинам выпадут из популяции.

При необходимости увеличить объем заготовок рекомендуется в средневозрастных ценопопуляциях перерыв 2 года, а в стареющих — 3—4 года.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабанов Е. И., Зайчикова С. Г. Большой жизненный цикл *Hypericum scabrum* L. // Раст. ресурсы. 1982. Т. 43, вып. 3. С. 345—350. — *Закиров П. К., Ташмухамедов Р. И., Норбобаева Т., Аллояров М. У.* Инструкция по сбору, сушке и хранению лекарственного растения — зверобоя // Информ. сообщ. № 354. Ташкент: Фан, 1985. 4 с. — *Ладыгина Г. М.* О проверке метода определения возраста пустынных полукустарничков по годовым кольцам и о влиянии абсолютной высоты на их возраст // Изв. отд-ния естественных наук АН ТаджССР. 1959. 2 (129). С. 115—120. — *Пошкурлат А. П.* Горицветы СССР: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. М., 1973. 24 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—204. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М.* и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с. — *Халматов Х. Х., Харламов И. А., Алимбаева П. К.* и др. Основные лекарственные растения Средней Азии. Ташкент: Медицина, 1984. 197 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 18 XI 1988.

УДК 582.394.75 : 632.937.2

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

И. И. Науялис

ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ ГАМЕТОФИТОВ ПАПОРОТНИКОВ

J. J. NAUJALIS. ORGANIZATION OF FERN GAMETOPHYTE POPULATION

В качестве основных свойств инвазионных популяций папоротников рассмотрены плотность, видовой, возрастной и половой составы гаметофитов и проростков. В природе встречаются как моновидовые, так и поливидовые популяции гаметофитов. Большое значение в жизни гаметофитов играют их взаимоотношения с мохообразными. Гибель гаметофитов и проростков папоротников в природе в основном происходит из-за эрозионных процессов. Рост и развитие гаметофитов в естественной обстановке идет в 2—4 раза медленнее, чем в лабораторных условиях.

Отличительной чертой папоротников является существование двух фаз в их жизненном цикле — бесполой, представленной чаще всего многолетним спорофитом, и половой, основу которой составляет относительно короткоживущий гаметофит. В специфических местах лесных фитоценозов — на вывалах, валеже, коре — гаметофиты иногда формируют инвазионные, эксплерентного или пионерного характера популяции.

Длительное время гаметофиты папоротников изучались в основном в лабораториях, поэтому неудивительно, что многие вопросы их экологии, поведения еще ждут своего решения (Page, 1979; Cousens et al., 1985). В связи с этим нами в течение нескольких лет, в основном на территории Литовской ССР, изучались различные стороны жизни как отдельных гаметофитов папоротников, так и их совокупностей. В данной статье рассматриваются особенности организации популяции гаметофитов папоротников в природе. В качестве основных характеристик обсуждаются видовой, возрастной и половой составы, а также плотность популяции гаметофитов.

Видовой состав популяции гаметофитов

Отдельные популяции гаметофитов папоротников в природе занимают, как правило, небольшие, редко превышающие 1—2 м^2 по величине площади. Но и такие относительно небольшого размера скопления гаметофитов в видовом отношении весьма разнообразны (см. таблицу). Необходимо сразу отметить, что вопрос установления видовой принадлежности гаметофитов до сих пор является открытым, так как заросткам характерна морфологическая изменчивость в ответ на свойства экотопа (Atkinson, Stokey, 1964; Cousens, 1981). Кроме того, гаметофиты находятся на разных стадиях развития, что также требует специальных подходов при определении их видовой принадлежности (Шорина, 1987). Это особенно трудно осуществить при обработке большого количества материала. В связи с этим определенная доля субъективизма при установлении видовой принадлежности гаметофитов, особенно в пределах одного рода, пока неизбежна. В полевых условиях многие исследователи обычно обнаруженные гаметофиты относят к близрастущим спорофитам. В своих исследованиях мы пользовались ключом, составленным на основе собственных наблюдений. Такие попытки имеются и у других авторов (Cousens et al., 1985).

Нет сомнения, что экологические потребности гаметофитов разных видов папоротников существенно отличаются, хотя точные сведения по этому вопросу в большинстве случаев отсутствуют. Нами в условиях Литвы были найдены гаметофиты 6 видов папоротников. Ниже дается краткая характеристика встречаемости и типичных местообитаний гаметофитов отдельных видов папоротников в Литовской ССР.

Athyrium filix-femina (L.) Roth. Гаметофиты попадаются довольно часто в сырых лесах различного типа, приурочены в основном к участкам с оголенной свежеразрыхленной почвой, особенно на буграх вывалов, на эродированных склонах и по берегам лесных речек, на кротовинах, рядом с тропами зверей, по обочинам лесных дорог и тропинок, по колеям от колес машин, в небольшом количестве на разных древесных субстратах.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. В целом гаметофиты встречаются довольно редко, но в небольшом количестве их почти всегда можно найти рядом со спорофитами; в основном гаметофиты распространены на нижних частях эродированных северных склонов, на глинистых почвах обычно вместе с *Marchantia polymorpha* L., на песчаных почвах с *Lophocolea bidentata* (Schrad.) Dum. и другими печеночниками, в углублениях под крупными камнями, в расщелинах старых каменных опор мостов.

Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs. Гаметофиты этого вида встречаются наиболее часто, распространены в самых различных типах леса, в основном на субстратах древесного происхождения, особенно на пнях, валеже, на приствольных повышениях, на коре старых сосен, на остатках подстилки, обильно растут также на вывалах, на эродированных склонах, в старых окопах.

D. dilatata (Hoffm.) A. Gray. Гаметофиты обнаружены в подствольных углублениях берез и на остатках подстилки вперемешку с разлагающимися корнями на небольших возвышениях в ключевом болоте.

Видовой состав, плотность (T, число заростков на 1 см^2 почвы) и средняя ширина ($M \pm m$, мм) гаметофитов папоротников в различных местообитаниях

Тип леса, микроместообитание	Дата	Исследованная площадь, см^2	Всего гаметофитов	Вид								
				Athyrium filix-femina			*Cystopteris fragilis*			*Dryopteris carthusiana*		
				%	T	$M \pm m$	%	T	$M \pm m$	%	T	$M \pm m$
Сосняк зеленомошник												
Пень	14 V 1985	100	10	—	—	—	—	—	—	100	0.10	3.9±0.7
Песчаный склон	14 V 1985	75	13	30.8	0.05	4.7±1.0	69.2	0.12	3.5±0.6	—	—	—
Ельник неморальный												
Пень	15 X 1986	63	17	—	—	—	—	—	—	100	0.27	3.0±0.5
Вывал	20 X 1986	225	167	5.4	0.04	3.3±1.0	—	—	—	94.6	0.70	6.2±0.2
Ельник черноольхово-кисличный												
Пень	14 V 1985	27	21	—	—	—	—	—	—	100	0.78	4.1±0.1
Вывал	7 XII 1986	468	477	4.6	0.05	4.6±0.6	—	—	—	95.4	0.97	4.6±0.1
Ветвепад	14 V 1985	60	24	12.5	0.05	5.3±0.5	—	—	—	87.5	0.35	3.9±0.3
Кора *Alnus glutinosa*	14 V 1985	100	26	3.8	0.01	2.5	—	—	—	96.2	0.25	3.7±0.3
Приствольные повышения	20 V 1984	71	114	4.4	0.07	3.1±1.0	—	—	—	95.6	1.54	3.9±0.2
Торфянистая почва	14 V 1985	72	69	17.4	0.17	4.7±1.0	—	—	—	82.6	0.79	3.9±0.2
Садовый участок												
Торфянистая почва	7 XII 1986	400	39	100	0.10	1.6±0.9	—	—	—	—	—	—

D. filix-mas (L.) Schott. Гаметофиты более часто попадаются на участках хвойно-широколиственных лесов, в основном приурочены к твердой, оголенной почве, особенно на склонах со смытой лесной подстилкой, на стенках старых окопов, по обочинам лесных дорог, гораздо реже на старой древесине.

Polypodium vulgare L. Гаметофиты встречаются довольно часто, но в основном только рядом со спорофитами на микроучастках без лесной подстилки, более обильно они произрастают на стенках старых окопов и ям, расположенных в условиях песчаных почв, попадаются у входа и в глубине нор мышевидных грызунов.

В большинстве исследованных нами микроместообитаний были обнаружены гаметофиты двух видов папоротников (см. таблицу). Примерно в таком же сочетании указанные в таблице гаметофиты папоротников были представлены и в чашках Петри при изучении банка спор в почве (Науялис, 1985). Такое положение, по-видимому, может быть достаточно характерным и в других регионах, где общее разнообразие спорофитов папоротников в конкретных местообитаниях невелико и редко превышает 2—3 вида. Но, безусловно, это не является правилом. M. I. Cousens (1981), например, в США исследовал популяции, в составе которых обнаружил от 3 до 5 видов гаметофитов папоротников. Обычно в состав популяции входят только гаметофиты рядом растущих видов папоротников. Нами только однажды в старом окопе были обнаружены несколько гаметофитов и молодых спорофитов *P. vulgare*, ближайшее известное место произрастания которого находилось на расстоянии 5—7 км. В популяциях, как правило, преобладают гаметофиты одного вида папоротников (у нас *D. carthusiana*), а второй — обычно *A. filix-femina* — выступает как сопутствующий в самых разных местообитаниях (см. таблицу). *D. carthusiana* вообще является наиболее широко распространенным на территории Литвы папоротником (Дабужинскайте и др., 1987). Это во многом объясняется широкой экологической амплитудой его гаметофитов — они почти одинаково успешно растут как на древесных остатках, так и на почве. Безусловно, и зимнезеленость *D. carthusiana* обеспечивает более продолжительную дисперсию спор по сравнению с летнезелеными видами.

Довольно характерны также и моновидовые популяции гаметофитов, они в основном возникают на территории распространения только одного вида папоротников или на специфических субстратах. Например, в Литве довольно широко распространены моновидовые популяции гаметофитов *D. carthusiana* на стволах старых живых сосен. Так, при обследовании 61 старой двухствольной сосны в сосновом лесу с *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. получены следующие результаты: спорофиты факультативного эпифита *D. carthusiana* вместе с гаметофитами обнаружены на стволах 14 (23.0 % от общего числа) сосен, только молодые спорофиты — на 10 (16.4 %), лишь гаметофиты росли на 1 (1.6 %) сосне. Гаметофиты в основном были распространены по краям и в глубине продольных борозд коры сосен, росли они и на накапливающихся между стволами небольших количествах гумуса. Большинство гаметофитов было сосредоточено на высотах, не превышающих 1.5 м, хотя отдельные заростки росли и на высоте 2 и даже 3 м. Кроме того, спорофиты вместе с гаметофитами обнаружены на остатках коры и подстилки у подножия 25 (41 %) сосен, где из-за стекающей по стволам воды создаются хорошие условия для их роста.

В целом можно сказать, что гаметофиты отличаются более широким экологическим ареалом по сравнению со спорофитами соответствующих видов папоротников. Так, по данным J. J. Schneller (1975), полученным в хвойно-широколиственных лесах Швейцарии, гаметофиты типичного наземного в наших условиях вида *D. filix-mas* обнаружены в различных местообитаниях в следующем соотношении: на твердой лесной почве — 15.3, на листьях и хвое — 0.1, на камнях — 2.4, на свежей древесине — 0.3, на старой древесине — 81.9 %. При удачном стечении обстоятельств широкие потенциальные экологические возможности гаметофитов позволяют в дальнейшем спорофитам папоротников осваивать разнообразные экологические ниши в гетерогенной среде.

Плотность популяции гаметофитов

Плотность популяции гаметофитов сильно варьирует как в разных микроместообитаниях, так и в сходных по происхождению экотопах различных типов леса (см. таблицу). Довольно часто встречаются даже одиночные гаметофиты или малочисленные их скопления. Фитоценотическая роль таких популяций гаметофитов ничтожна, хотя и один гаметофит благодаря возможному внутризаростковому оплодотворению может дать начало новому спорофиту. Вместе с тем положение одиночного или немногочисленной группы гаметофитов при прочих равных условиях гораздо менее устойчивое и выгодное в постоянно меняющейся внешней среде по сравнению с многочисленными, высокоплотными популяциями. Одиночные гаметофиты легко могут быть смыты даже сильным дождем, не говоря уже о воздействии окружающих растений. При высокой плотности гаметофиты почти сплошным покровом покрывают отдельные участки тех или иных субстратов и тем самым создают препятствия для внедрения других растений, в первую очередь мхов. Кроме того, в плотной популяции большая вероятность проявления с генетической точки зрения более выгодного по сравнению с внутризаростковым межзаросткового оплодотворения или межзаросткового скрещивания.

Основными факторами, определяющими плотность популяции гаметофитов, является потенциальная емкость конкретных экотопов, своевременная дисперсия максимального количества жизнеспособных спор из по возможности более разнообразных местообитаний (что и является основой межзаросткового скрещивания), поведение самих гаметофитов и влияние различных физических и биотических факторов. Особенно интересной представляется роль самих гаметофитов в поддержании популяции на определенном уровне плотности. В подходящих условиях споры папоротников довольно дружно прорастают вместе. Установлено (Schneller, 1979), что наиболее развитые гаметофиты начинают продуцировать и выделять в окружающую среду фермент антеридоген, который не только стимулирует формирование антеридиев у молодых заростков, но и способствует прорастанию спор, находящихся в неблагоприятных условиях, например под листьями, под комочками почвы и т. д. Попав на дневную поверхность, стерильная протонема таких заростков со временем вырастает в нормальный сердцевидный гаметофит. Фермент достаточно универсален и оказывает влияние на споры и заростки разных видов папоротников. Таким образом, под влиянием самих гаметофитов часть потенциального запаса жизнеспособных спор может переходить в активное состояние. Этим достигается экологически наиболее выгодная плотность гаметофитов, кроме того, могут возникать и совершенно новые скопления заростков.

Однозначно оценить влияние тех или иных физических факторов на плотность гаметофитов довольно сложно. Так, пересыхающие под влиянием летней засухи субстраты вызывают дегидратацию заростков и молодых спорофитов. В связи с этим появляются частично охваченные некрозом гаметофиты. Несмотря на это, после выпадения дождей многие гаметофиты восстанавливаются полностью, а некоторые путем пролиферации из оставшихся в живых, расположенных по краю заростка клеток начинают генерировать дочерние, вполне жизнеспособные гаметофиты. Среди изучавшихся нами видов такое явление особенно характерно для гаметофитов *P. vulgare*. Аналогично ведут себя и поврежденные при зимнем иссушении гаметофиты (Sato, Sakai, 1980). В лабораторных условиях омоложенные гаметофиты начинают появляться после пребывания заростков в чашках Петри без полива в течение 2—3 месяцев. Для австралийских представителей рода *Cheilanthes* отпочковывание дочерних заростков считается одним из важнейших приспособлений гаметофитов при временном высыхании (Quirk, Chambers, 1981).

Долгое время считалось, что холод является основным фактором гибели гаметофитов папоротников умеренных областей (Nishida, 1958 — цит. по: Sato, Sakai, 1980). Однако в последние годы японскими исследователями получены результаты (Sato, Sakai, 1980, 1981; Sato, 1982), доказывающие, что гаметофиты папоротников умеренных областей значительно превосходят по своей закаленности спорофиты соответствующих видов. С некоторыми исключениями заростки, растущие на почве в лесах, выдерживают отрицательные температуры —40 °С, а заростки *Polystichum retroso-paleaceum* остаются живыми после промораживания их до —70 °С и даже до —196 ° С (Sato, Sakai, 1980). Таким образом, низкие температуры, по-видимому, не являются фактором, прямо снижающим плотность гаметофитов в большинстве местообитаний.

Довольно ощутимое влияние на плотность гаметофитов могут оказывать различные биотические факторы. Под их комплексным влиянием значительно усложняется экологическая ситуация в местах произрастания заростков, что может сказаться как на численности гаметофитов, так и на их распределении в горизонтальном направлении. Не исключено даже, что прорастающие споры и гаметофиты испытывают на себе влияние разных ингибиторов, выделяемых корнями и листьями самих папоротников и препятствующих появлению заростков в непосредственной близости от спорофитов. О существовании таких ингибиторов сообщается некоторыми исследователями (Davidonis, Ruddat, 1973; Davidonis, 1976).

В регуляции плотности заростков интересным представляется действие этилена, выделяемого самими гаметофитами папоротников (Page, 1979). При большой скученности гаметофитов под влиянием этилена полностью исключается прорастание спор, а молодые заростки задерживаются на одной из первых (нитчатой) стадий развития до образования экологически выгодной для дальнейшего увеличения плотности популяции ситуации. Кроме того, этилен даже в нормальных условиях снижает скорость прорастания спор, удлиняет время прохождения гаметофитами отдельных фаз развития (Page, 1979), а также индуцирует формирование апогамных спорофитов (Bell, 1979; Dyer, 1979).

О возможном положительном или отрицательном влиянии грибов или микроорганизмов на гаметофиты в природе практически ничего не известно. Некоторый ущерб гаметофитам, по-видимому, могут принести беспозвоночные, чаще всего представители коллембол, использующие молодые проросшие споры в качестве пищи (Page, 1979). Из низших растений по крайней мере при культивировании гаметофитов численность заростков значительно снижают водоросли. В некоторых случаях их бывает так много, что нормальное развитие заростков становится просто невозможным. Это отмечают и другие исследователи (Page, 1979; Windisch, Pereira-Noronha, 1983).

Сложные отношения в природе складываются между гаметофитами папоротников и мохообразными. И те и другие являются пионерами заселения различных нарушенных экотопов в лесах и конкурируют между собой за место в удобных для инвазии участках. Проективное покрытие мохообразных на различных благоприятных для появления гаметофитов субстратах варьирует от 0 до 100 %. Если проективное покрытие мохообразных достигает 60—70 %, гаметофиты практически отсутствуют или, оказавшись под прикрытием мхов или печеночников, не растут и в дальнейшем быстро погибают или остаются стерильными. Высокоплотные популяции — 1—2 гаметофита на 1 см^2 почвы — формируются только тогда, когда проективное покрытие мхов не превышает 1—5 %. Особенно губительное влияние на гаметофиты оказывают ортотропные, образующие мощные коврики мхи, например, такой агрессивный вид, как *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. B. В такой ситуации гаметофиты папоротников по одиночке растут только на границах расположения побегов мхов. И наоборот, гаметофиты довольно густо растут и успешно развиваются под покрытием побегов плагиотропных мхов. На разных субстратах видовой состав мохообразных существенно различается, но чаще всего вместе с гаметофитами папоротников растут следующие виды печеночников и зеленых мхов: *Lophocolea bidentata*, *L. heterophylla* (Schrad.) Dum., *Dolichotheca seligeri* (Brid.) Loeske, *Brachythecium velutinum* (Hedw.) Bryol. eur., *Plagiothecium laetum* Bryol. eur. и разные представители рода *Mnium*.

Половой и возрастной составы популяции гаметофитов

Популяции гаметофитов папоротников в различных местообитаниях представляют собой достаточно неоднородные образования как в половом, так и в возрастном отношениях (рис. 1). При их анализе представляется возможным выделить 5 типов гаметофитов — молодые стерильные, мужские, женские, обоеполые и старые стерильные; 2 типа проростков — зародышевые и нормальные, а также ювенильные спорофиты.

Наличие и тип гаметангиев у гаметофитов папоротников определяется как генетическими факторами, так и факторами местообитания. Кроме того, имеются данные, что и в лабораторных, и в природных популяциях гаметофитов гаметангии возникают под влиянием уже упоминавшегося выше гормона антеридогена (Tryon, Vitale, 1977). Первичное выражение пола у гаметофитов является строго фиксированным. Чаще всего у молодых, имеющих форму продолговатой пластинки заростков вначале появляются антеридии, потом архегонии. При этом гаметофит приобретает типичную для них сердцевидную форму. Вместе с тем любой гаметофит может быть только мужским или только женским. Возникновение антеридиев и архегониев может также частично совпадать по времени, и тогда заростки являются обоеполыми. Существует мнение, что у обоеполых заростков в природе большинство антеридиев уже не функционирует (Schneller, 1979; Cousens, 1981), что также способствует перекрестному оплодотворению. В целом установить обоеполость заростков в природе довольно сложно, так как антеридии находятся в нижней части гаметофитов среди обильно разрастающихся к этому времени ризоидов и плохо просматриваются. В наших образцах количество обоеполых заростков во всех местообитаниях было небольшим (рис. 1 и 2). За исключением старых стерильных заростков, остальные нами перечисленные типы гаметофитов в природных условиях выделяют и другие исследователи (Farrar, Gooch, 1975; Schneller, 1975, 1979; Cousens, 1981). Старыми стерильными заростками мы считаем относительно очень крупные (нередко их ширина превышает 1 см), с гофрированными, налегающими друг на друга краями гаметофиты; у них, как правило, не наблюдаются ни половые органы, ни зачатки спорофита. Нам пока неизвестно, какую роль такие гаметофиты выполняют в популяциях. Возможно, что они выделяют в окружающую среду какие-то важные для развития гаметофитов стимуляторы. Кроме того, мы неоднократно наблюдали, как именно от таких гаметофитов отпочковываются молодые заростки, т. е. происходит как бы вегетативное разрастание последних. Старые стерильные гаметофиты жизнеспособными остаются не менее двух лет. За это время они также способствуют закреплению пионерных субстратов. Кроме того, под лопастями крупных гаметофитов часто произрастают молодые, мелкие, обычно стерильные или мужские заростки. Образуются своеобразные микрокомплексы гаметофитов, в которых старые заростки могут играть важную защитную роль.

Под проростками папоротников мы понимаем молодые спорофиты, в основании которых сохраняется жизнеспособный гаметофит. Проростки, у которых наблюдается только зачаток будущего листа в форме небольшого стебелька, мы называем зародышевыми. Соответственно все остальные проростки, независимо от числа и степени развития молодых листьев, мы называем нормальными.

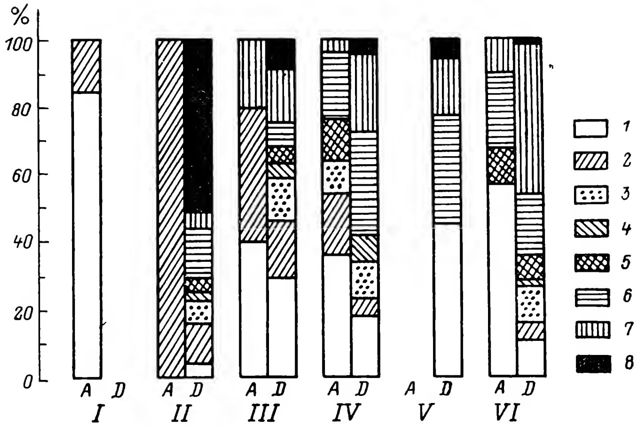


Рис. 1. Общий состав гаметофитов папоротников в некоторых микроместообитаниях.

Микроместообитания: *I* — торфянистая почва на садовом участке, *II* — куски коры *Alnus glutinosa* Gaertn., *III* — приствольные повышения, *IV* — вывал (все в ельнике черноольхово-кисличном), *V* — разлагающийся пень, *VI* — вывал (оба в ельнике неморальном). Виды папоротников: *A* — *A. filix-femina*, *D* — *D. carthusiana*. Гаметофиты: *1* — молодые стерильные, *2* — мужские, *3* — женские, *4* — обоеполые, *5* — старые стерильные; проростки: *6* — зародышевые, *7* — нормальные, *8* — ювенильные спорофиты. Время изучения соответствующих популяций см. в таблице.

У ювенильных спорофитов папоротников, как правило, нечетко проявляются видовые отличия. Чаще всего у их основания сохраняются остатки разорванных, отмерших гаметофитов.

Анализ состава гаметофитов папоротников в различных местообитаниях и в разное время года (рис. 1) позволяет утверждать, что достаточно высокий процент молодых стерильных заростков в образцах, собранных поздней осенью и ранней весной, свидетельствует о том, что в исследованных условиях массовое прорастание спор папоротников происходит ранней осенью. При этом небольшая часть заростков в том же году образует половые органы и в таком состоянии успешно зимует. Отмерших гаметофитов в весенних образцах практически нет, в различных местообитаниях каждый год значительное количество гаметофитов погибает из-за эрозионных процессов, особенно на вывалах.

Гаметофиты папоротников очень неравномерно распределены не только в различных местообитаниях, но также и в пределах одного местообитания. Особенно это характерно для таких гетерогенных экотопов, какими являются вывалы (рис. 2). Во всех микронишах величина заростков тесно связана с их типом. Наиболее широкие гаметофиты характерны для проростков. Это свидетельствует, что и после оплодотворения заростки активно растут и этим помогают не только выжить молодым спорофитам, но также играют определенную роль в закреплении субстрата и в конкурентной борьбе за место со мхами.

Присутствие среди гаметофитов значительного количества зародышевых и нормальных проростков свидетельствует, что репродукционный процесс в природных условиях протекает успешно, это обеспечивает быстрое и устойчивое закрепление молодых папоротников в различных местообитаниях.

Заключение

Инвазионные, пионерного или эксплерентного характера популяции папоротников весьма разнообразны по особенностям своей организации. В идеальном случае в их состав, как правило, входят молодые стерильные, мужские, женские, обоеполые и старые стерильные гаметофиты, зародышевые и нормальные проростки и молодые спорофиты. Эксплерентный характер таких популяций поддерживается благодаря следующим свойствам их компонентов: 1) быстрому

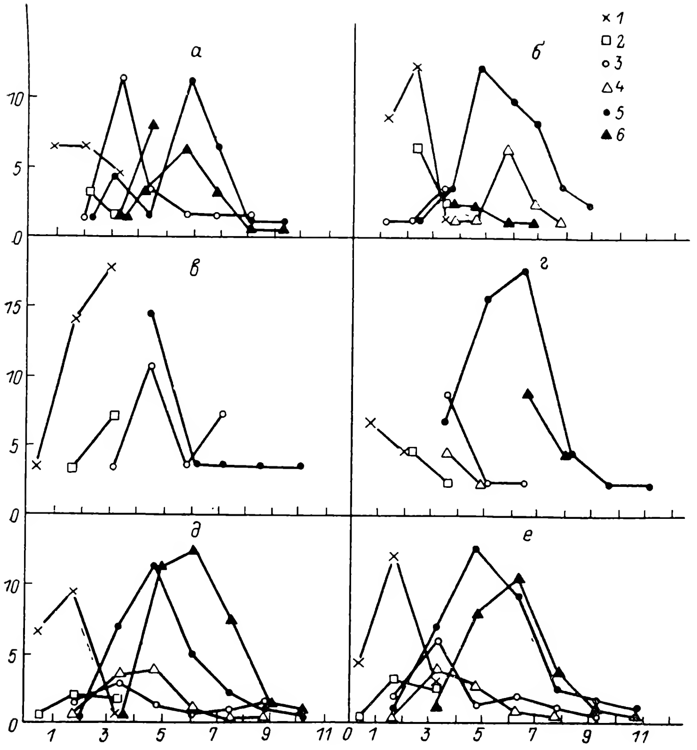


Рис. 2. Частота встречаемости и распределение по ширине заростков разного пола и проростков *D. carthusiana* по различным микронишам вывала *A. glutinosa* в ельнике черноольховокисличном.

По оси абсцисс — ширина заростков, мм; по оси ординат — частота встречаемости, %. Гаметофиты: *1* — молодые стерильные, *2* — мужские, *3* — женские, *4* — обоеполые; проростки: *5* — зародышевые, *6* — нормальные. Микрониши: *а* — верхняя часть бугра, *б* — разрушающаяся древесина и остатки корней, *в* — остатки побегов *A. glutinosa*, *г* — возвышения западины вывала, *д* — внутренняя часть бугра, *е* — для всего вывала в целом.

достижению гаметофитами половой зрелости; 2) способности поврежденных различными факторами (холодом, засухой, механически) гаметофитов к полной регенерации с образованием половых органов; 3) вечнозелености относительно коротко живущих гаметофитов; 4) способности проростков и ювенильных спорофитов летнезеленых папоротников, например *A. filix-femina*, *D. filix-mas* и *D. dilatata*, переходить к зимнезелености.

В условиях Литвы новое поколение молодых гаметофитов в основном формируется осенью. В этот же год небольшая часть гаметофитов образует половые органы и оплодотворяется. Для большинства же гаметофитов репродукционный процесс происходит весной следующего года, а осенью появляются нормальные проростки. Рост и развитие гаметофитов папоротника в природе идет в 2—4 раза медленнее, чем в лабораторных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дабужинскайте З. С., Камайтите Б. В., Науялис И. И. Некоторые черты экологии сосудистых споровых растений в юго-восточной и северо-восточной Литве // Науч. тр. вузов ЛитССР. Биология. 1987. Вып. 25. С. 22—32. — *Науялис И. И.* Запас жизнеспособных спор папоротников в почвах пойменного леса // Науч. тр. вузов ЛитССР. Биология. 1985. Вып. 23. С. 39—46. — *Шорина Н. И.* Сравнительная морфология и морфогенез гаметофитов у равноспоровых папоротников // V Всесоюз. шк. по теор. морфол. раст., 15—18 сент., 1987. Львов, 1987. С. 87—92. — *Atkinson L. R., Stokey A. G.* Comparative morphology of the gametophytes of the homosporous ferns // Phytomorphology. 1964. Vol. 14, N 1. P. 51—70. — *Bell P. R.* The contribution of the ferns to an understanding of the life cycles of vascular plants // The Exper. Biology of ferns. London; New York, San Francisco: Academic Press, 1979. P. 58—85. — *Cousens M. I.* Blechnum spicant: habitat and vigor of optimal, and disjunct populations, and field observations of gametophytes // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 2. P. 251—258. — *Cousens M. I., Deborah G. L., Kelly E. M.* Life-history studies of ferns: a consideration of perspective // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. B 86. P. 371—380. — *Davidonis G. H.* The occurrence of thelypterin in ferns. // Amer. fern J. 1976. Vol. 66, N 3. P. 107—108. — *Davidonis G. H., Ruddat M.* Allelopathic compounds thelypterin A and B in the fern *Thelypteris normalis* // Planta. 1973. Vol. III, N 1. P. 23—32. — *Dyer A. F.* The culture of fern gametophytes for experimental investigation // The Exp. Biology of ferns. London; New York; San Francisco: Academic Press, 1979. P. 254—305. — *Farrar D. G., Gooch R. D.* Fern reproduction at Woodman Hollow, Central Iowa: preliminary observations and a considerations of the feasibility of studying fern reproductive biology in nature // Proc. Iowa Acad. Sci. 1975. Vol. 82, N 2. P. 119—122. — *Page C. N.* Experimental aspects of fern ecology // The experimental biology of ferns. London; New York; San Francisco: Academic Press, 1979. P. 551—589. — *Quirk H., Chambers T. S.* Drought tolerance in *Cheilanthes* with special reference to the gametophytes // Fern. Gaz. 1981. Vol. 12, N 3. P. 121—129. — *Sato T.* Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes // Oecologia. 1982. Vol. 55, N 1. P. 53—61. — *Sato T., Sakai A.* Freezing resistance of gametophytes of the temperate fern *Polystichum retroso-paleaceum* // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 10. P. 1144—1148. — *Sato T., Sakai A.* Cold tolerance of gametophytes and sporophytes of some cool temperate ferns native to Hokkaido // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59, N 5. P. 604—608. — *Schneller J. J.* Untersuchungen an einheimishen farnen, insbesondere der *Dryopteris filix mas*—Groupe. III. Ökologische untersuchungen // Ber. Schweiz. bot. Ges. 1975. Bd 85, N 2. S. 110—159. — *Schneller J. J.* Biosistematic investigations on the lady fern (*Athyrium filix-femina*) // Plant Syst. and Evol. 1979. Vol. 132, N 4. P. 255—275. — *Tryon R. M., Vitale G.* Evidence for anteridogen production and its mediation of a mating system in natural populations of fern gametophytes // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 74, N. 3. P. 243—249. — *Windisch P. G., Pereira-Noronha M.* Notes on the ecology and development of *Plagiogyria fialhoi* // Amer. Fern J. 1983. Vol. 73, N 3. P. 79—84.

Вильнюсский государственный университет. Получено 21 IV 1988.

УДК 581.9 (22) (98.268) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

И. Н. Сафронова, Е. А. Ходачек

О ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВОВ АНДРЕЯ, УЕДИНЕНИЯ И ВИЗЕ (СЕВЕРНЫЙ ЛЕДОВИТЫЙ ОКЕАН)

I. N. SAFRONOVA, E. A. KHODACHEK. ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE ANDREY, UYEDINENIYA AND VIZE ISLANDS (THE ARCTIC OCEAN)

Дана общая характеристика растительности и приведены списки сосудистых растений, собранных на островах Северного Ледовитого океана (Андрея, Уединения, Визе) в Среднесибирском секторе Арктики и на п-ове Челюскин. Полученные сведения являются дополнением к ранее опубликованным авторами материалам по растительности архипелагов Северная Земля и Земля Франца-Иосифа и важны для решения вопросов геоботанического районирования Арктики.

Многие острова Северного Ледовитого океана в связи со значительной удаленностью и труднодоступностью редко посещаются ботаниками. Летом 1985 г. авторам статьи удалось побывать на 3 небольших островах — Андрея, Уединения и Визе в Среднесибирском секторе Арктики. В Гербарии Ботанического института АН СССР до настоящего времени имелись лишь небольшие коллекции мхов (16 видов) с о-ва Визе, собранные В. П. Савичем (1936) во время полярной экспедиции на ледоколе «Георгий Седов» в 1930 г., и цветковых (10 видов), привезенные Л. И. Алешиной с о-ва Андрея в 1947 г. Ботанические сборы с о-ва Уединения отсутствовали. Наше пребывание на островах было очень кратковременным (по 2—3 ч на каждом острове), поэтому мы смогли собрать растения и получить представление о характере растительного покрова лишь на небольших участках островов.

О-в Андрея расположен в море Лаптевых вблизи северо-восточного побережья п-ова Таймыр на 76° 30′ с. ш. Рельеф острова представляет собой волнистую равнину с суглинистыми почвами. В растительном покрове на плоских участках водоразделов преобладают разнотравно-злаковые лишайниково-моховые полигонально-пятнистые тундры. Общее проективное покрытие (ОПП) в сообществах — 60—70 %. Пятна голого грунта имеют выпуклую поверхность, разбитую тонкими трещинами на небольшие полигончики. Растительная дернина приурочена к широким (до 20 см) трещинам между пятнами, толщина мохового покрова достигает в них 10—15 см. Из цветковых растений доминируют злаки — *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*, *D. brevifolia*, есть *Arctagrostis latifolia*; из разнотравья преобладают 3 вида — *Saxifraga cespitosa*, *Cerastium bialynickii* и *Papaver polare*, присутствуют *Saxifraga tenuis*, *S. nivalis*, *S. cernua*, *S. hyperborea*, *Draba barbata*, *D. oblongata* subsp. *minuta*, *Stellaria ciliatosepala*, *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*. Проективное покрытие (ПП) лишайников до 10 %. Господствующим видом является *Thamnolia vermicularis*; накипных лишайников очень мало.

В разного рода сильно увлажненных понижениях развиты дюпонтиево-пушицевые (*Eriophorum polystachion*, *E. medium*, *Dupontia fisheri*) моховые сомкнутые сообщества. В них в небольшом количестве участвуют *Saxifraga foliolosa*, *Cochlearia groenlandica*, *Ranunculus sabinii*, *Cardamine bellidifolia*, *Cerastium regelii*, *Phippsia algida*. По берегам небольших озерков характерны заросли *Pleuropogon sabinii* и *Ranunculus hyperboreus*. Вдоль берега моря встречаются лишенные растительности бугры выпучивания высотой 1.5—2 м, их поверхность разбита трещинами на небольшие полигоны (в среднем 20×20 см^2).

К настоящему времени известно 34 вида цветковых растений, растущих на о-ве Андрея (см. таблицу). О-в Андрея находится между двумя районами, для которых имеются более полные списки цветковых растений, — между бухтой Марии Прончищевой (Матвеева, 1979) на юге и п-овом Челюскина на северо-западе. Для мыса Челюскина список опубликован (Сафронова, 1979), для остальной части полуострова в Гербарии Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова есть следующие материалы, собранные в разные годы несколькими коллекторами: 1) неизвестным коллектором в 30 км к югу от м. Челюскина во второй половине 50-х гг.; 2) Л. Д. Мирошниковым, О. С. Щегловой и Ф. А. Глухих — в 150—200 км к югу от м. Челюскина в 1950—1951 гг.; 3) И. Н. Сафроновой — на северном побережье залива Терезы Клавенес и в районе м. Фаддея в 120 км к юго-востоку от м. Челюскина в 1973 г.; 4) сотрудниками научно-производственного объединения Севморгео на 76° 30′ с. ш. и 104° в. д. в радиусе 15—20 км в 1974 г. В этих материалах обнаружены *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh (1), *Hierochloë pauciflora* R. Br. (3), *Calamagrostis holmii* Lange (2), *Pleuropogon sabinii* R. Br. (3), *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb. (3), *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. (3), *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. (2), *Eriophorum polystachyon* L. (2), *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. (3), *Llojdia serotina* (L.) Reichenb. (3), *Stellaria laeta* Richards. (3), *Sagina intermedia* Fenz. (3), *Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern (3), *M. arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn. (3), *Gastrolychnis involucrata* (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve (2), *Ranunculus hyperboreus* Rottb. (3), *Papaver pulvinatum* Tolm. (2), *Cardamine pratensis* L. (2), *Cardaminopsis septentrionalis* (N. Busch) O. E. Schulz (2), *Neuroloma nudicaule* (L.) DC. (2), *Draba barbata* Pohle (3), *D. fladnizensis* Wulf. (3), *D. pseudopilosa* Pohle (3), *Saxifraga nelsoniana* D. Don (2), *S. hieracifolia* Waldst.

Список цветковых растений трех посещенных авторами островов Северного Ледовитого океана

Семейство, вид	О-в Андрея	О-в Уединения	О-в Визе
Poaceae			
Alopecurus alpinus Smith	+	+	+
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	+		
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	+	+	+
D. brevifolia R. Br.	+	+	+
Pleuropogon sabinii R. Br.	+	+	
Poa alpigena (Blytt) Lindm.		+	
Dupontia fisheri R. Br.	+	+	
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	+	+	+
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf.	+		
Cyperaceae			
Eriophorum polystachyon L.	+		
E. medium Anderss.	+		
Juncaceae			
Juncus biglumis L.	+	+	
Luzula confusa Lindeb.			+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+		
Salicaceae			
Salix polaris Wahlenb.	+	+	
Polygonaceae			
Oxyria digyna (L.) Hill		+	
Caryophyllaceae			
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	
S. edwardsii R. Br.		+	+
Cerastium regelii Ostenf.	+	+	+
C. bialynickii Tolm.	+	+	+
Ranunculaceae			
Ranunculus hyperboreus Rottb.	+	+	
R. sabinii R. Br.	+		
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	
Papaveraceae			
Papaver polare (Tolm.) Perf.	+	+	+
Brassicaceae			
Cardamine bellidifolia L.	+	+	
Draba barbata Pohle	+		
D. subcapitata Simm.	+	+	+
D. oblongata R. Br. ex DC. s. str.		+	+
D. oblongata subsp. *minuta* Petrovsk.	+		
D. macrocarpa Adams	+		
D. kjellmanii Lid. ex Ekman		+	+
Cochlearia groenlandica L.	+	+	+
Saxifragaceae			
Saxifraga oppositifolia L.	+	+	+
S. platysepala (Trautv.) Tolm.	+		
S. nivalis L.	+		
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	+	
S. foliolosa R. Br.	+	+	+
S. cernua L.	+	+	+
S. hyperborea R. Br.	+	+	+
S. cespitosa L.	+	+	+

Рис. 1. Остров Уединения. Общий вид.

Рис. 2. Остров Уединения. Разнотравная (*Saxifraga cespitosa*, *Papaver polare*) лишайниковая мелкополигональная бугорковатая тундра. Общий план.

et Kit. (2), *Chrysosplenium alternifolium* L. (3), *Astragalus umbellatus* Bunge (2), *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. (2), *Armeria scabra* Pall. ex Schult. (2), *Polemonium boreale* Adam (2), *Pedicularis sudetica* Willd. (2), *P. hirsuta* L. (1), *Erigeron eriocephalus* J. Vahl (4), *Artemisia borealis* Pall. (2), *Endocellion sibiricum* (J. F. Gmel) Toman (4), *Senecio resedifolius* Less. (2), *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst. (2). Сравнивая списки, можно предположить, какие виды еще могут быть собраны на о-ве Андрея.

О-в Уединения расположен в значительном удалении от материка в Карском море к северо-западу от п-ова Таймыр на 77 ° 30′ с. ш. Остров очень небольшой по площади (менее 100 км^2), имеет обрывистые берега, увалистый

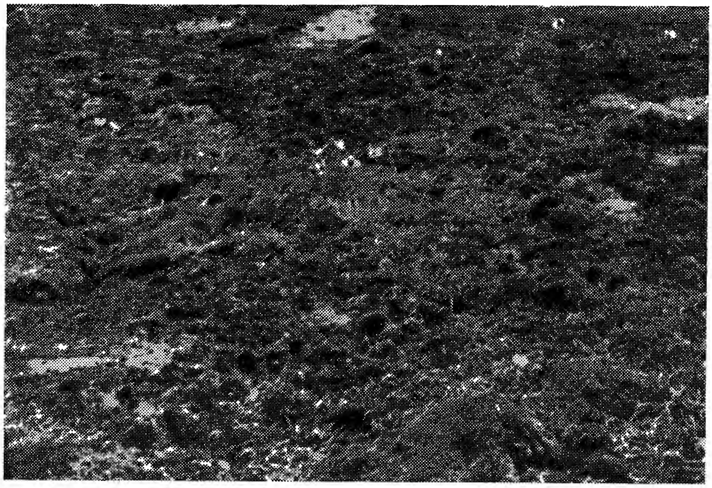


Рис. 3. Остров Уединения. Разнотравная (*Saxifraga cespitosa. Papaver polare*) лишайниковая мелкополигональная бугорковатая тундра. Крупный план.

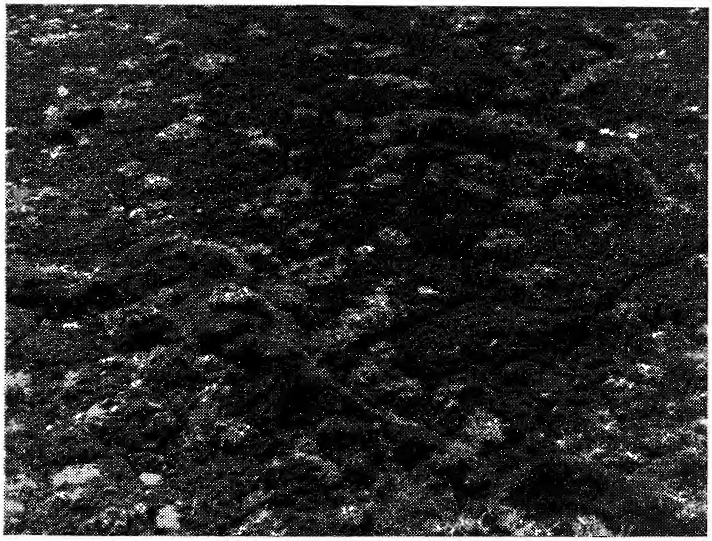


Рис. 4. Остров Уединения. Фипсиевые (*Phippsia algida*) моховые группировки.

рельеф с хорошо выраженными долинами речек, многочисленными ручьями и распадками, почвы легкого механического состава (рис. 1). По характеру растительного покрова о-в Уединения отличается от о-ва Андрея. Здесь господствуют не пятнистые, а мелкополигональные тундры, в которых растения приурочены к поверхности полигонов и отсутствуют в трещинах между ними. По плоским вершинам увалов они представлены разнотравными лишайниковыми мелкополигональными бугорковатыми сообществами с ОПП 30—40 %. ПП цветковых довольно высокое — 10—20 %. Доминирует *Saxifraga cespitosa*, характерны *Papaver polare*, виды *Draba*, *Cerastium regelii*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga hyperborea*, в небольшом количестве присутствуют злаки — виды *Deschampsia*, *Poa alpigena*. Из лишайников, ПП которых 20—30 %, преобладают светлоокрашенные представители *Cetraria*, *Cladonia amaurocraea*, характерна *Alectoria*

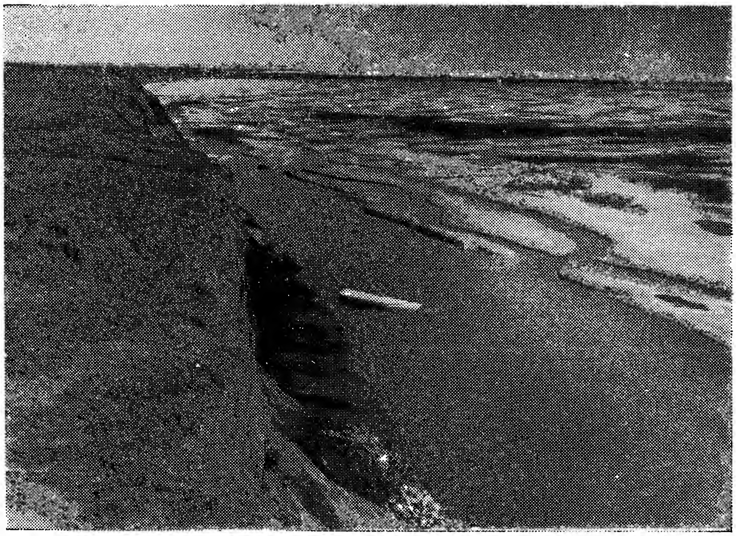


Рис. 5. Остров Визе. Общий вид.

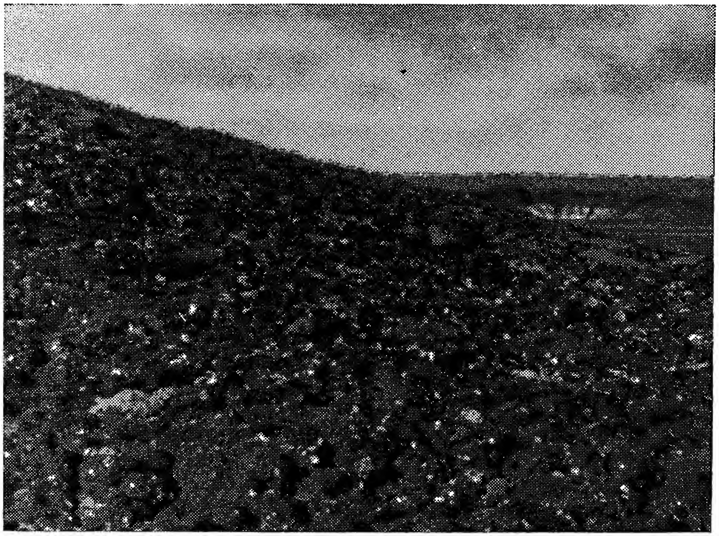


Рис. 6. Остров Визе. Обрывистый морской берег.

nigricans (рис. 2, 3). По склонам увалов в сообществах наряду с лишайниками участвуют мхи, а среди цветковых растений обилен злак *Phippsia algida*. Здесь распространены разнотравные мохово-лишайниковые и фипсиево-разнотравные мохово-лишайниковые мелкополигональные бугорковатые тундры.

На щебнистых почвах (как на вершинах, так и на склонах увалов) развиты разнотравные лишайниковые полигональные тундры с доминированием *Papaver polare*, разнотравные с обилием *P. polare*, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia* и разнотравно-ивковые полигональные с обилием *Salix polaris*, *Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*.

К сильно увлажненным местообитаниям в долинах речек приурочены дюпонтиевые (*Dupontia fisheri*) моховые и моховые сообщества; в воде озерков встре-

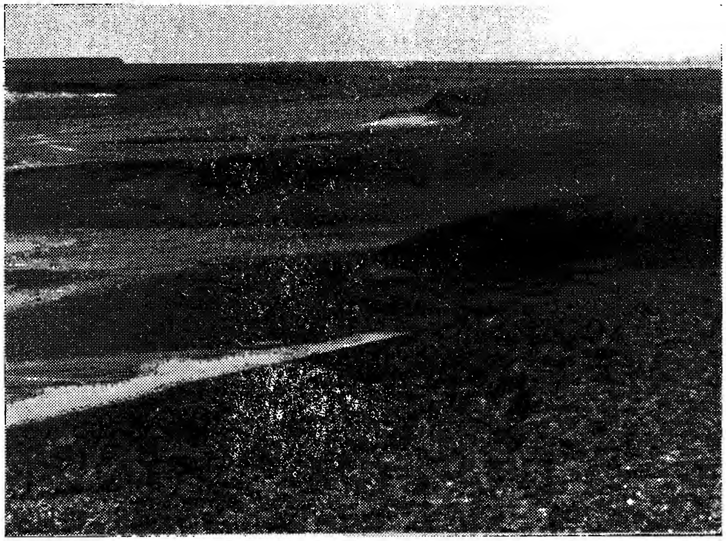


Рис. 7. Остров Визе. Разнотравная (*Saxifraga oppositifolia*, *Papaver polare*) лишайниковая мелкополигональная бугорковатая тундра. Общий план.

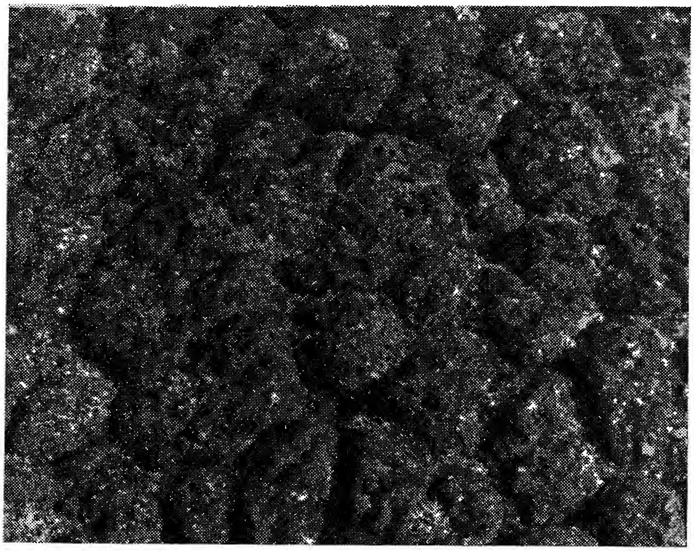


Рис. 8. Остров Визе. Разнотравная (*Saxifraga oppositifolia*, *Papaver polare*) лишайниковая мелкополигональная бугорковатая тундра. Крупный план.

чаются заросли *Pleuropogon sabinii* и *Ranunculus hyperboreus*. Для местообитаний с поздним таянием снега характерны фипсиевые (*Phippsia algida*), фипсиевые моховые группировки (рис. 4).

Интересно отметить широкое распространение подушковидной формы роста цветковых растений (до 15—20 см в диам.) и небольшую роль мхов в растительном покрове острова.

На о-ве Уединения собрано 28 видов цветковых растений (см. таблицу).

О-в Визе — самый северный из посещенных нами островов (79° 40′ с. ш.). Как и о-в Уединения, он находится далеко от материка в Карском море к северо-западу от п-ова Таймыр. По своим размерам он значительно превосходит о-в Уединения (в 4 раза), но по рельефу напоминает последний, представляя собой увалистую равнину с почвами легкого механического состава, имеющую обрывистые берега к морю. Характерны довольно крупные долины рек, много ручьев и распадков, к которым приурочены бугры-выпучивания, часто каменистые, лишенные растительности (рис. 5, 6). Как и на о-ве Уединения, господствуют разнотравные лишайниковые мелкополигональные бугорковатые тундры (рис. 7, 8). Покров в сообществах более разреженный — ОПП 10—15 %, ПП цветковых — 5—10 %, ПП лишайников — 10—15 %. В видовом составе доминирует *Saxifraga oppositifolia*, обильна *S. cespitosa*, характерны *Papaver polare*, *Cochlearia groenlandica*, *Cerastium regelii*, *Saxifraga cernua*, *S. hyperborea*, *S. foliolosa*, *Cerastium bialynickii*. Злаки встречаются редко и в небольшом количестве — *Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus* и *Phippsia algida*. Найдено несколько крупных куртин *Luzula confusa*.

На о-ве Визе, как и на о-ве Уединения, широко распространена подушковидная форма роста цветковых растений.

Список цветковых растений для о-ва Визе насчитывает 18 видов (см. таблицу).

По геоботаническому районированию Арктики о-в Андрея лежит в пределах северной полосы арктических тундр и входит в Северогыданско-Северотаймырский равнинный округ (Александрова, 1977). В растительном покрове округа доминируют такие виды, как *Carex arctisibirica*, *Dryas punctata*, участвуют *Festuca brachyphylla*, *Minuartia macrocarpa*, *Cassiope tetragona*, *Novosieversia glacialis*, *Salix reptans* и другие, которые пока не встречены на о-ве Андрея.

Острова Карского моря — Уединения и Визе — по геоботаническому районированию Арктики входят в область арктических полярных пустынь (Александрова, 1977). Однако в ранее опубликованных работах по растительному покрову архипелагов Северная Земля и Земля Франца-Иосифа мы разделяем мнение тех исследователей, которые считают, что арктические полярные пустыни не следует выделять в самостоятельную зону (полосу), а достаточно рассматривать данную территорию в ранге подзоны высокоарктических тундр (Тихомиров, 1946; Юрцев и др., 1978; Сафронова, 1979, 1981а, б, 1983, 1986; Ходачек, 1983, 1984, 1985, 1986). Растительность островов Уединения и Визе, по нашему мнению, также может быть отнесена к высокоарктическим тундрам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 187 с. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 78—109. — *Савич Л. И.* Мхи архипелага Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе, собранные В. П. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Георгий Седов» // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1936. Сер. 2. Вып. 3. С. 505—578. — *Сафронова И. Н.* Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 50—53. — *Сафронова И. Н.* О флоре и растительности о. Гукера и о. Мейбел (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симпоз. Сыктывкар, 1981а. Ч. 1. С. 44. — *Сафронова И. Н.* Флора о. Октябрьской Революции // Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли. Тр. ААНИИ. 1981б. Т. 367. С. 142—151. — *Сафронова И. Н.* Материалы к флоре о. Мейбел и о. Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 4. С. 513—519. — *Сафронова И. Н.* О растительности островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Природные комплексы Арктики и вопросы их охраны. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. С. 51—62. — *Тихомиров Б. А.* О значении избежавших плейстоценового оледенения частей евразиатской Арктики для формирования ее флоры и растительности // Природа. 1946. № 10. С. 74—79. — *Ходачек Е. А.* Некоторые особенности биологии растений Северной Земли (о. Октябрьской Революции, мыс Ватутина) // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X симпоз. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 98—99. — *Ходачек Е. А.* Некоторые особенности сезонного развития растений в сообществах Северной Земли // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1984. С. 27—30. — *Ходачек Е. А.* Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 896—907. — *Ходачек Е. А.* Основные растительные сообщества западной части о. Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1628—1638. — *Юрцев Б. А.*, *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9—104.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XII 1988.

УДК 582.632.2 (477).581.526.42

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

В. И. Мельник

СООБЩЕСТВА *QUERCUS PETRAEA* (*FAGACEAE*) В ПОЛЕСЬЕ

V. I. MEL'NIK. *QUERCUS PETRAEA* (*FAGACEAE*) COMMUNITIES IN POLESSIYE

Изучены редкие для Полесья экстразональные лесные сообщества *Quercus petraea* (*Fagaceae*). Уточнено распространение скальнодубовых лесов на Овручско-Словечанской возвышенности (Житомирское Полесье). Впервые описаны сообщества *Q. petraea* для Волынского Полесья. Разработаны рекомендации по охране уникальных лесных сообществ.

Фитоценозы с доминированием *Quercus petraea* (Liebl.) Mattuska — это редкие для Восточно-Европейской равнины лесные сообщества, каждое из которых заслуживает охраны. Во время фитоценотических исследований в Полесье в 1984—1988 гг. нами проведено изучение скальнодубовых сообществ региона.

Эдификатор скальнодубовых лесов *Q. petraea* — преимущественно горный вид, распространенный в Западной, Центральной и Южной Европе, в Крыму, на Кавказе, в Малой Азии и на Севере Ирана (Соколов и др., 1977, и др.). Восточная граница его сплошного распространения в Европе охватывает Карпаты (Стойко, 1955). На Восточно-Европейской равнине (преимущественно на Подольской возвышенности) встречаются небольшие островки экстразональных скальнодубовых лесов или места единичного произрастания вида в составе других лесных формаций. Интересно отметить, что и на северном пределе ареала на равнинах Средней Европы встречаются экстразональные скальнодубовые леса (Вальтер, 1982).

Согласно З. Ф. Савченко-Погребняк (1955), восточная граница островного распространения *Q. petraea* в Европе проходит от Балтийского моря в районе г. Калининграда по линии населенных пунктов Белосток—Беловеж—Ковель—Луцк—Кременец—Тернополь—Дунаевцы—Новая Ушица—Шаргород—Вапнярка—Бершадь—Гайворон и достигает Саврани — крайней южной точки распространения вида на Восточно-Европейской равнине. Вне пределов отмеченной линии, в 300 км к востоку от нее, Г. К. Смык (1965) выявил изолированное местонахождение вида на Овручско-Словечанской возвышенности (Житомирское Полесье) (рис. 1).

По данным Г. К. Смыка и В. М. Тимофеева (1985), скальнодубовые леса приурочены к западной части Овручско-Словечанской возвышенности в Городецком, Ковенском, Усовском лесничествах Словечанского лесхоззага (Овручский район Житомирской обл.), где занимают площадь около 600 га и произрастают на слаборазвитых почвах, сформированных на элювии красных и розо-

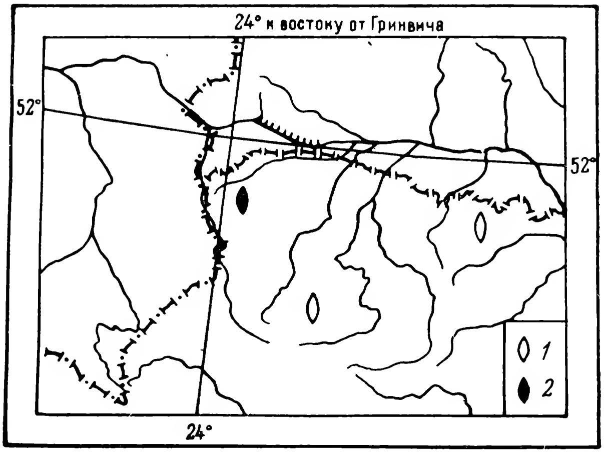


Рис. 1. Островные местонахождения скальнодубовых лесов в Полесье.

1 — по литературным данным, *2* — по данным автора.

вых кварцитов. Во время экспедиционных исследований в 1984 году нами было установлено, что *Q. petraea* образует сообщества в Тхоринском лесничестве того же лесхоззага на площади около 100 га. Таким образом, общая площадь скальнодубовых лесов Житомирского Полесья составляет около 700 га.

В работах Г. К. Смыка и его соавторов (Смык, 1984; Смык, Бортняк, 1984; Смык, Тимофеев, 1985; Смык и др., 1987) выделено три ассоциации скальнодубовых лесов Овручско-Словечанской возвышенности: Querceta (petraeae) Melliitosa Carpineto—Querceta-Rhododendrosa (lutei), Querceta (petraeae) rhododendrosa (lutei). К последней ассоциации относятся и обследованные нами в Тхоринском лесничестве леса. Здесь, как и в других лесничествах Словечанского лесхоззага, *Q. petraea* представлен, в основном, относительно молодыми (40—70 лет) древостоями семенного и порослевого происхождения (результат проводимых в военные и послевоенные годы сплошных вырубок). Средняя высота деревьев — 17 м, средний диаметр — 25 см. Только в 63-м квартале на площади всего 0.9 га сохранился небольшой массив скальнодубовых лесов в возрасте 120 лет. Средняя высота деревьев — 25 м, средний диаметр — 45 см. Кроме *Q. petraea* в состав древостоя входят единичные особи *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth. Обилен подрост *Q. petraea*. По данным учета, проведенного в сентябре 1984 г., на каждый м^2 площади, свободной от кустарников, приходится в среднем 20—30 (местами до 70) ювенильных деревьев в возрасте 3 лет, высотой до 35 см. В том же году отмечен высокий урожай желудей. Подлесок образован в основном. *Rhododendron luteum* Sweet., местами довольно густой — проективное покрытие до 60 %. Изредка встречаются *Frangula alnus* L. и *Sorbus aucuparia* L. В травяно-кустарниковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L. (покрытие — 30—60 %), встречаются *Calluna vulgaris* (L.) Salish., *Pteridium aquilinum* Kuhn. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi* (Brid.) Witt. и *Polytrichum commune* Hedw.

Долгое время считалось, что сообщества *Q. petraea* на Овручско-Словечанской возвышенности — это единственный в Полесье массив скальнодубовых лесов.[1] Однако недавно Р. И. Савчук (1986) обнаружил дубравы, образованные

---

[1] В Белорусском Полесье *Q. petraea* не обнаружен. Вне пределов Полесья в Белоруссии известен единственный массив скальнодубовых лесов, занимающий площадь около 1000 га в Беловежской Пуще (Козловская, Парфенов, 1972).

Q. petraea, сосново-дубовые и грабовые дубравы с участием *Q. petraea* на дерново-среднеподзолистых почвах в Малом Полесье — на крайнем юго-востоке Ровенской обл. Общая площадь лесов с участием *Q. petraea* в Малом Полесье составляет около 1000 га.

В литературе нет сведений о сообществах *Q. petraea* на Волынском Полесье, отмечено только местонахождение в свежей дубово-сосновой субори на территории Шацкого природного национального парка (Любомльский р-н Волынской обл.), где произрастают единичные экземпляры вида (Івченко, 1977; Стойко та Ін., 1978).

Во время фитоценотических исследований на Волынском Полесье в 1987 году нами впервые обнаружены сообщества *Q. petraea* и сообщества, образованные гибридным дубом *Quercus petraea*×*Quercus robur* L. в Дубечновском лесничестве Ратновского лесхоззага (Старовижевский р-н Волынской обл.). Они расположены в пределах Волынской моренной гряды, образованной во время Днепровского оледенения, и приурочены к склонам двух конечноморенных холмов с относительными высотами 10—15 м (абсолютные высоты местности 180—200 м). Мощные (до 3 м) моренные суглинки с валунами кремня и гранита залегают на приподнятом основании меловых пород. Почвы дерново-среднеподзолистые. К моренным холмам примыкают флювиогляциальные отложения, покрытые сосновыми лесами.

Участок чистых скальнодубовых лесов (Querceta (petraea) maianthemosa) расположен в урочище Малая Дубрава. Узкая полоска соснового леса разделяет его на два фрагмента — 0.4 га в 93 квартале и 2.1 га в 96 квартале Дубечновского лесничества, которые не различаются между собой по характеру растительного покрова. На каждый га площади приходится в среднем 220 деревьев *Q. petraea* (средние параметры деревьев: возраст 120—200 лет, высота — 25 м, диаметр — 40 см, бонитет — 1, полнота — 0.4) и единичные особи *Quercus robur*, *Carpinus betulus* L. и *Acer platanoides* L. *Q. petraea* занимает также доминирующее положение во втором пологе подроста. На каждый га площади приходится около 200 деревьев 50—100-летнего возраста (средняя высота — 20 м, средний диаметр — 30 см). На каждый м^2 площади приходится 10—12 (местами до 100) особей подроста. Особенно обилен подрост генерации 1985 г. (высотой до 50 см). Наличие в ценопопуляции эдификатора разновозрастных групп свидетельствует о ее хорошей адаптации к условиям данного местообитания.

Кустарниковый ярус разреженный. Он представлен *Juniperus communis* L., *Euonimus verrucosa* Scop., *Sambucus racemosa* L., отдельными куртинами *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch. В травяно-кустарниковом ярусе доминирует *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt — 60—70 %, встречаются *Vaccinium myrtillus* — 10 %, *Melittis melissophyllum* L. — 5 %, *Anthoxanthum odoratum* L., *Aquilegia vulgaris* L., *Campanula glomerata* L., *Carex digitata* L., *Festuca ovina* L., *Galium verum* L., *Hieracium glomeratum* (Fries) Naeg. et Peter., *H. pilosella* L., *Lilium martagon* L., *Melica nutans* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Driopteris filix-mas* (L.) Schott., *Primula veris* L., *Ranunculus acris* L.,*Scorzonera humilis* L., *Sedum maximum* L., *Silene nutans* L., *Trientalis europaea* L.,*Vincetoxicum hirundinaria* Medik., *Viola mirabilis* L. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi*.

Q. petraea произрастает также в урочище Большая Дубрава в 62, 63, 67 кварталах Дубечновского лесничества. Однако этот вид, как и *Quercus robur*, представлен здесь единичными особями. Основу древостоя составляет их интрогрессивный гибрид. Средний возраст древостоя — 90 лет, средняя высота — 24 м, средний диаметр — 40 см, бонитет — 1, полнота — 0.5, площадь — 308 га, на каждый га площади приходится около 260 деревьев. Помимо видов и гибрида рода *Quercus* в состав древостоя входят единичные особи *Pinus sylvestris*, *Carpinus betulus*, *Betula pendula*, *Malus sylvestris* Mill. В подросте отмечены *Quercus petraea*, *Quercus robur* и *Carpinus betulus*. Подлесок представлен *Juniperus communis*, *Corylus avellana* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Sarothamnus scoparius*.

Травяной покров состоит из *Melittis melissophyllum* — 20—30 %, *Ajuga genevensis* L., *Anemone nemorosa*, *Aquilegia vulgaris*, *Carex digitata*, *Convallaria majalis* L., *Driopteris filix-mas*, *Galium verum*, *Geranium robertianum* L., *G. sylvaticum*, *Euphorbia seguieriana* Neck., *Hepatica nobilis* Mill., *Hieracium glomeratum*, *H. pilosella*, *Festuca ovina*, *Fragaria vesca*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernk., *Lilium martagon*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Primula veris*, *Ranunculus acris*, *Sanicula europaea* L., *Silene nutans*, *Thalictrum aquilegifolium* L., *Veronica chamaedrys* L., *Viola mirabilis*. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi*.

Как видно из приведенных описаний, скальнодубовые леса Житомирского и Волынского Полесья значительно различаются между собой как по условиям местообитаний, так и фитоценотически. Островки скальнодубовых лесов Волынского Полесья экологически и фитоценотически более близки сообществам *Q. petraea* на Люблинской возвышенности в Польше, особенно близлежащему местообитанию, расположенному в 60 км на юго-запад от волынского в резервате Бахус в окрестностях Хелма (Fijałkowski, 1960; Czubiński et al., 1977).

Однако при всем различии местообитаний скальнодубовых сообществ Полесья общей является их приуроченность к склонам холмов. Исследуя скальнодубовые леса Подолии П. С. Погребняк (цит. по: З. Ф. Савченко-Погребняк, 1955) установил, что участки скальнодубовых лесов избегают как плато, так и пониженных мест, и локализируются на склонах, где «воздушный дренаж» и быстрый отток холодных воздушных масс в зимнее время предохраняет *Q.petraea* от заморозков. Эта закономерность в полной мере проявляется и в Полесье, следовательно, на всем восточном пределе ареала. Причем в самых нижних частях склонов, где воздух может застаиваться, деревья все же повреждаются морозобоинами (рис. 2). Исходя из этого легко объяснимы причины островной локализации скальнодубовых сообществ в Полесье и на Восточно-Европейской равнине в целом.

Вопрос о времени формирования сообществ *Q. petraea* в Полесье и в равнинной части Украины в целом дискуссионен. Ф. А. Гринь (1971) полагал, что в своей нынешней экспансии на север и северо-восток *Q. petraea* оставил далеко позади типичных представителей древесного, кустарникового, травянистого ярусов и произрастает в чуждых для него фитоценотических условиях. Возражая против этой точки зрения, Г. К. Смык (1984) считает скальнодубовые леса Полесья реликтовой формацией и полагает, что целый ряд характерных для нее видов исчез сравнительно недавно в связи с неоднократными вырубками и с возрастающей континентальностью климата, однако некоторые из них (*Rhododendron luteum*, *Hedera helix* L., *Betula obscura* A. Kotula, *Melittis melissophyllum*) сохранились до настоящего времени. Вряд ли можно согласиться с Г. К. Смыком в том, что приведенные виды, за исключением *Melittis melissophyllum*, являются характерными для скальнодубовых лесов и указывают на более широкое в прошлом распространение этих лесов в Житомирском Полесье, поскольку первый вид более характерен для сосновых лесов, второй обладает широкой фитоценотической амплитудой, видовая самостоятельность третьего крайне сомнительна (Скворцов, 1986). Реликтовым видом, характерным для скальнодубовых лесов не только в Полесье, но и на Подолии, в Польше и в Центральной Европе (Szafer, 1935; Czubiński et al., 1977; Вальтер, 1982; Смык и др., 1987) является *Melittis melissophyllum*. В Полесье этот вид встречается также в грабово-дубовых из *Q. robur* лесах, где зафиксирован нами в заказниках Соколиные горы в Ровенской обл. и Воротнев на Волыни, однако в этих сообществах, по сравнению со скальнодубовыми, он крайне редок.

Несомненно, что наличие реликтовых видов не только в составе скальнодубовых лесов, но и в составе других лесных формаций Овручско-Словечанской возвышенности свидетельствует о том, что эта возвышенность во время оледенений была рефугиумом для некоторых элементов неогеновой флоры и растительности Полесья. Поэтому мы разделяем точку зрения Г. К. Смыка о релик-

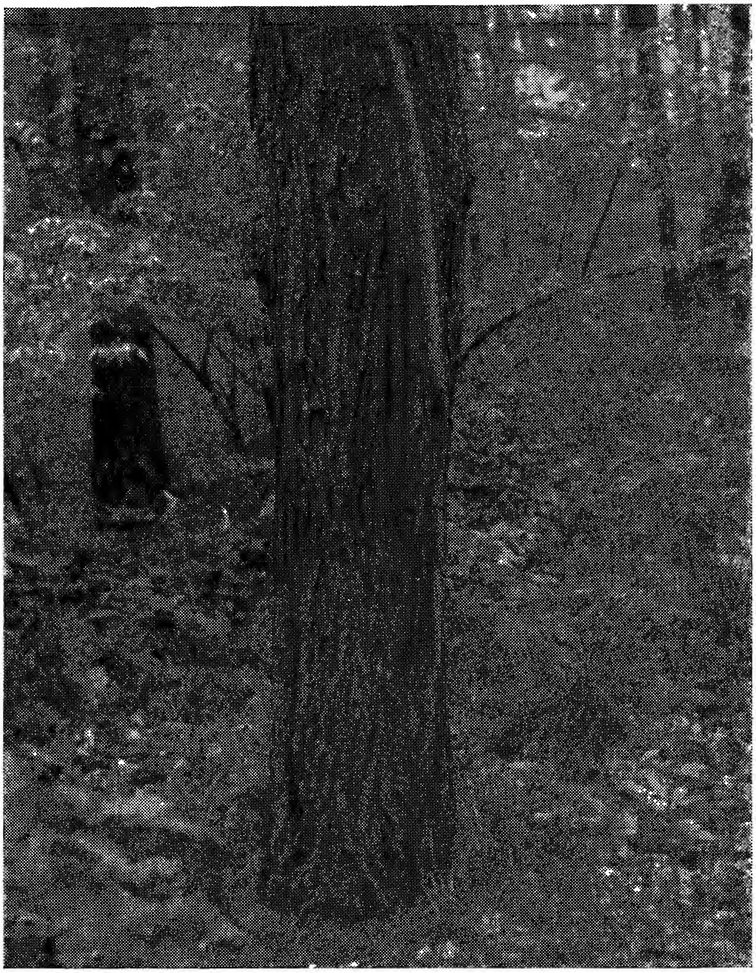


Рис. 2. Сообщество *Quercus petraea* на Волынском Полесье.

На переднем плане *Q. petraea*, поврежденный морозом (Дубечновское лесничество).

товом происхождении скальнодубовых лесов Полесья. Однако считаем, что с неогена они могли сохраниться только в Житомирском Полесье. Произрастающие на моренных отложениях скальнодубовые сообщества Волынского Полесья, очевидно, являются реликтом миндель—рисского интергляциала.

Как реликтовые, редкие для Полесья экстразональные сообщества скальнодубовые леса региона представляют большой интерес в фитосозологическом отношении. К тому же они являются наиболее продуктивными на Украине; по приросту биомассы полесские популяции *Q. petraea* значительно превосходят подольские (Кузив, Бондаренко, 1986).

Большую научную ценность представляют сообщества, образованные гибридом *Q. petraea*×*Q. robur*, для изучения интрогрессивной гибридизации. Они обладают гетерозисом и по продуктивности значительно превосходят родительские формы (Савчук, 1986). В связи с этим необходимо исключить из главного лесопользования локалитеты скальнодубовых сообществ и гибридные древостои с целью рационального использования их генофонда для восстановления скальнодубовых лесов на восточном пределе ареала.

В настоящее время сообщества *Q. petraea* охраняются в памятнике природы республиканского значения «Корнеев» (15 га), в памятниках природы местного значения «Каменная горка» (2.5 га) в Житомирской обл., «Малая Дубрава» (2.5 га) в Волынской обл. Два участка в массиве гибридного дуба *Q. petraea* × *Q. robur* в урочище Большая Дубрава на Волыни (63 и 67 кв. Дубечновского лесничества, общая площадь — 54 га) исключены из главного лесопользования как лесные генетические резерваты. Охрану скальнодубовых лесов на таких ограниченных площадях нельзя признать эффективной. Оптимальной для резерватов или заказников является площадь 100—1000 га (Дыренков, 1980). Для обеспечения охраны уникальных скальнодубовых лесов и других лесных формаций Овручско-Словечанской возвышенности планируется создание филиала Полесского биосферного заповедника. Для охраны скальнодубовых сообществ и сообществ *Q. petraea* × *Q. robur* необходимо в Дубечновском лесничестве на Волыни создать на площади 350 га заказник республиканского значения или учредить филиал расположенного вблизи Шацкого природного национального парка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с. — *Гринь Ф. О.* Дубові та широколистяно-дубові ліси // Рослинність УРСР. Ліси. Київ: Наук. думка, 1971. С. 194—328. — *Дыренков С. А.* Выделение лесных резерватов в системе лесного хозяйства // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 130—132. — Івченко І. С. Нові та рідкісні види природної дендрофлори Українського Полісся // Укр. ботан. журн. 1977. Т. 34, N 3. С. 86—89. — *Козловская Н. В.*, *Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 312 с. — *Кузив Р. Ф.*, *Бондаренко В. Д.* Проблема восстановления скальнодубовых лесов на северо-востоке ареала // Охрана лесных экосистем: Тез. докл. Респ. науч.-техн. конф. Львов, 1986. С. 114—116. — *Савченко-Погребняк З. Ф.* Горный дуб (биология и способы разведения). Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 143 с. — *Савчук Р. И.* Дуб скальный в Ровенской области // Лесн. хоз-во. 1986. № 8. С. 56—58. — *Скворцов О. К.* Про темнокорі берези підсекції *Albae* // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 3. С. 83—88. — *Смык Г. К.* Дуб скальный *Quercus petraea* Liebl. в Житомирском Полесье // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 8. С. 1130—1131. — *Смык Г. К.* Реликтовый скальнодубово-кадиловый лес на Словечанско-Овручском кряже (Центральное Полесье) // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1984. Вып. 11. С. 19—22. — *Смык Г. К.*, *Бортняк Н. Н.* Дубоворододендроновые леса Querceta Rhododendrosa (lutei) на Словечанско-Овручском кряже (Украина, Центральное Полесье) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 525—527. — *Смык Г. К.*, *Бортняк Н. Н.*, *Меньшова В. А.* О произрастании *Melittis sarmatica* Klok. в Центральном Полесье УССР // Бюл. ГБС. 1987. Вып. 146. С. 69—72. — *Смык Г. К.*, *Тимофеев В. М.* Реликтовая флора Центрального (Житомирского) Полесья // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1985. Вып. 12. С. 3—15. — *Соколов С. Я.*, *Связева О. А.*, *Кубли В. А.* Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1. 146 с. — *Стойко С. М.* Про природні лісостани дуба скельного в поясі вучин Закарпаття // Бот. журн. АН УРСР. 1955. Т. 12, № 4. С. 66—74. — *Стойко С. М.*, *Жижин М. П.*, *Ященко М. П.* Східна межа поширення дуба скельного на Україні // Лісове господарство, лісова і деревообробна промисловість. 1978. N 4. С. 17—18. — *Czubiński J.*, *Gawłowska J.*, *Zabierowski K.* Rezerwaty przyrody w Polsce. Warszawa, Poznań: PWN, 1977. 528 s. — *Fijałkowski D.* Rezrwat leśny Bachus koło Chelmy // Chrońmy przyrodę ojczysta. 1960. N 4. S. 18—24. — *Szafer W.* Las i step na zachodniem Podolu // Rozprawy wydzialu matematyczno-przyrodniczego Polskiej Akademji Umiejętności. 1935. T. LXXI, Dz. B, 2. S. 31—123.

Центральный республиканский ботанический сад АН УССР,
Киев.

Получено 7 IV 1988.

УДК 581.11 : 582.542.1 (517.3)

С. Н. Шереметьев

ВОДНЫЙ РЕЖИМ *LEYMUS CHINENSIS* (*POACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МНР

S. N. SHEREMETEV. WATER RELATIONS OF *LEYMUS CHINENSIS* (*POACEAE*) IN THE EASTERN PART OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Исследована сезонная динамика основных элементов водного режима растений *Leymus chinensis* в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе настоящей степи восточной части МНР. Установлены количественные зависимости динамики каждого из элементов водного режима от колебаний внутренних и внешних факторов. Обсуждаются некоторые стороны регуляции водного режима растений.

Водный режим востреца китайского *Leymus chinensis* изучался ранее рядом авторов (Горшкова, 1966; Измайлова, 1978; Чойжамц, 1978; Бобровская, Свешникова, 1988). Однако до настоящего времени отсутствует количественная характеристика сезонной динамики основных элементов водного режима растений этого вида в связи с колебаниями факторов среды. Целью настоящей работы является получение такой характеристики для востреца китайского и обсуждение некоторых сторон регуляции водного режима растениями этого вида.

Материал и методика

Работа по изучению водного режима востреца китайского проводилась в 1984—1985 гг. на восточно-степном стационаре Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (сомон Туменцогт). Участок, на котором проводили наблюдения, располагался в верхней части плоской аккумулятивной равнины в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе.

Вострец китайский — многолетний длиннокорневищный злак с корневой системой, проникающей до 150 см в глубину (Полюшкин, Горшкова, 1979). Взрослые растения востреца китайского имеют длинные корневища; отходящие от них корни густой сеткой пронизывают все горизонты почвы (Горшкова, 1966). Вострец китайский является маньчжурско-даурско-монгольским видом (Лавренко, 1978). Он относится к числу наиболее распространенных злаков Монголии, где наибольшим обилием обладает в восточной части страны и является наряду с ковылем-волосатиком основным эдификатором степей (Юнатов, 1954). Растет на солонцах, солонцеватых лугах, песках, галечниках речных долин и на склонах сопок и гор (Чойжамц, 1978). Изредка встречается в гобийской части МНР, где обитает исключительно по более увлажненным низинам (Юнатов, 1954). Наиболее благоприятные условия находит на широких днищах межгорных долин, на мелкоземистых слабозасоленных почвах (Буевич, 1983).

Были изучены следующие показатели водного режима растений этого вида: интенсивность транспирации (методом быстрого взвешивания), реальный водный дефицит (методом насыщения), содержание воды (весовым методом) и осмотическое давление клеточного сока листьев (криоскопическим методом). Пробы для определения осмотического давления отбирали в середине дня в трехкратной повторности. Наблюдения за дневным ходом первых трех элементов водного режима проводили с часовыми интервалами с 8 до 19 или 20 ч. Параллельно проводили наблюдения за освещенностью, температурой воздуха, влажностью воздуха и почвы.

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Для анализа рядов распределения показателей водного режима был применен квантильный анализ. Зависимость каждого из элементов водного режима от других элементов и факторов среды исследовали с помощью множественного ре-

ТАБЛИЦА 1

Среднедневные величины интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %), осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа), влажности почвы (ВП, %), температуры воздуха (t, °С), дефицита влажности воздуха (d, мб) и освещенности (E, кал/см^2·мин)

Дата	ИТ		РВД		СВ		ОД		ВП		t °С		d		E	
	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm S\bar{x}$
26 VI 1984	24	0.734±0.042	24	12.2±0.6	24	63.0±0.3	3	23.8±1.7	5	14.8±0.4	12	20.8±0.7	12	10.8±0.9	12	0.92±0.10
30 VI 1984	24	0.553±0.037	24	13.0±0.7	24	61.3±0.3	3	23.2±0.5	5	12.1±0.5	12	20.1±0.8	12	12.2±1.2	12	0.81±0.10
4 VII 1984	24	0.395±0.013	24	9.2±0.7	24	60.0±0.4	3	24.0±0.9	5	10.2±0.2	12	16.9±0.9	12	8.9±1.2	12	0.66±0.08
9 VII 1984	24	0.509±0.034	24	12.0±0.9	24	59.9±0.4	3	24.7±1.0	5	16.5±0.1	12	18.4±0.9	12	11.9±1.0	12	0.86±0.12
15 VII 1984	24	0.616±0.031	24	12.3±0.9	24	59.2±0.4	3	22.8±1.2	5	16.6±0.3	12	21.7±0.7	12	9.9±1.1	12	0.86±0.08
22 VII 1984	24	0.427±0.030	24	17.6±0.9	24	60.8±0.3	3	28.1±0.8	5	10.7±0.5	12	23.8±1.2	12	16.4±2.3	12	0.77±0.12
28 VII 1984	24	0.344±0.020	24	18.6±1.3	24	57.4±0.5	3	30.7±1.6	5	8.0±0.1	12	24.9±1.4	12	20.0±3.0	12	0.74±0.12
1 VIII 1984	24	0.304±0.015	23	28.7±1.9	24	53.9±0.5	3	42.9±2.2	5	7.9±0.2	12	27.7±1.6	12	29.1±3.4	12	0.83±0.10
6 VIII 1984	20	0.340±0.012	20	18.2±1.0	20	58.8±0.5	3	30.8±3.5	5	8.7±0.1	10	20.0±1.3	10	12.1±2.1	10	0.78±0.10
Среднее	212	0.472±0.010	211	15.6±0.3	212	59.4±0.1	27	27.9±0.6	45	11.7±0.1	106	21.6±0.4	106	14.6±0.7	106	0.80±0.03
6 VII 1985	26	0.520±0.044	26	10.9±0.7	26	62.6±0.7	3	18.5±1.6	5	14.0±0.1	13	23.4±0.9	13	9.2±1.5	13	0.65±0.10
10 VII 1985	26	0.392±0.017	26	11.3±0.5	26	60.3±0.4	3	21.5±0.7	5	11.5±0.2	13	19.0±0.9	13	12.7±1.4	13	0.84±0.10
18 VII 1985	26	0.397±0.025	26	10.6±0.8	26	58.9±0.3	3	20.5±0.5	5	16.8±0.7	13	20.7±0.8	13	7.6±0.9	13	0.72±0.12
24 VII 1985	26	0.479±0.032	26	9.4±0.5	26	59.3±0.4	3	18.5±0.5	5	18.6±0.7	13	20.5±0.6	13	6.0±0.9	13	0.69±0.08
31 VII 1985	24	0.369±0.022	24	6.9±0.5	24	58.9±0.4	3	21.7±1.1	5	15.8±0.5	12	21.3±0.7	12	4.7±0.8	12	0.58±0.08
9 VIII 1985	24	0.397±0.030	24	8.5±0.8	24	56.5±0.4	3	20.5±0.9	5	17.7±0.5	12	20.3±1.0	12	6.8±1.4	12	0.61±0.11
13 VIII 1985	26	0.458±0.016	26	11.9±0.5	26	58.6±0.4	3	23.5±0.5	5	16.0±0.1	13	22.8±0.9	13	12.0±1.2	13	0.77±0.10
18 VIII 1985	26	0.315±0.014	26	10.5±0.5	26	57.7±0.4	—	—	5	13.4±0.3	13	17.3±0.8	13	9.0±0.9	13	0.71±0.10
26 VIII 1985	26	0.280±0.015	26	12.1±0.6	26	56.7±0.2	3	24.5±0.8	5	10.1±0.3	13	19.6±1.2	13	11.3±1.9	13	0.60±0.09
Среднее	230	0.401±0.009	230	10.3±0.2	230	58.8±0.1	24	21.2±0.5	45	14.9±0.1	115	20.5±0.3	115	8.9±0.4	115	0.69±0.03

Примечание. n — число наблюдений; $\bar{x} \pm S\bar{x}$ — средняя и ее ошибка.

грессионного анализа методом исключения переменных (Дрейпер, Смит, 1986), проведенного после симметризации и стандартизации переменных (исходные данные, по которым проводили расчеты, содержатся в табл. 1). Более подробно ход проведения расчетов описан ранее (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1989).

По данным метеостанции Туменцогт за 1978—1986 гг., летние месяцы влажные — осадки превышают испарение. По количеству выпавших осадков 1984—1985 гг. были довольно влажными (выпало соответственно 357 и 292 мм осадков). Вместе с тем условия произрастания в 1984 г. были несколько более напряженными, чем в 1985 г. Это было вызвано тем, что за июнь—июль 1984 г. выпало 149 мм осадков против 203 мм за этот же период в 1985 г. В первый год наблюдений влажность почвы в слое 0—30 см (в среднем 11.7 %) была ниже, чем во второй (14.9 %), а дефицит влажности воздуха достигал 41 мб. В 1985 г. этот показатель не превышал 21 мб. Температура воздуха и освещенность были ниже во второй год наблюдений.

Результаты и обсуждение

Интенсивность транспирации. По нашим данным, минимальное значение этого элемента водного режима у растений востреца китайского составляет 0.13 г/г·ч, максимальное — 1.37 г/г·ч. Средняя величина интенсивности транспирации за оба года наблюдений равнялась 0.435 г/г·ч. Причем в 1985 г. средняя за сезон величина этого показателя была несколько ниже по сравнению с предыдущим годом (табл. 1). Это, по-видимому, объясняется меньшей освещенностью в 1985 г.

Типичные минимум ($q_{0.1}$) и максимум ($q_{0.9}$) рассматриваемой функции лежали в пределах 0.235—0.677 г/г·ч (табл. 2). Характерные величины интенсивности транспирации ($q_{0.25}$—$q_{0.75}$) находились в диапазоне 0.312—0.526 г/г·ч. Амплитуда колебаний была заметно меньше в 1985 г. Сужение амплитуды произошло за счет снижения типичного максимума с 0.739 в 1984 г. до 0.594 г/г·ч в 1985 г. (табл. 2).

Расчеты показали, что интенсивность транспирации вострецa китайского зависит от содержания воды в листьях растений, влажности почвы и освещенности ($R^2=0.854$; рис. 1):

ТАБЛИЦА 2

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев

Показатель	Годы	Квантили					$q_{0.9}$ — $q_{0.1}$ (амплитуда)
		$q_{0.1}$	$q_{0.2}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
ИТ	1984	0.276	0.334	0.435	0.601	0.739	0.463
	1985	0.223	0.291	0.390	0.491	0.594	0.371
	1984—1985	0.235	0.312	0.406	0.526	0.677	0.442
РВД	1984	7.6	10.9	14.5	18.9	26.1	18.5
	1985	5.8	7.6	10.1	12.6	15.0	9.2
	1984—1985	6.3	8.7	11.8	15.3	20.0	13.7
СВ	1984	54.8	57.8	59.5	61.6	63.2	8.4
	1985	55.6	57.1	58.5	60.3	62.4	6.9
	1984—1985	55.4	57.4	59.1	60.9	62.8	7.4
ОД	1984	22.2	23.4	25.2	29.3	37.8	15.5
	1985	18.3	19.8	21.0	23.0	23.8	5.5
	1984—1985	19.5	21.0	23.4	26.4	32.3	12.7

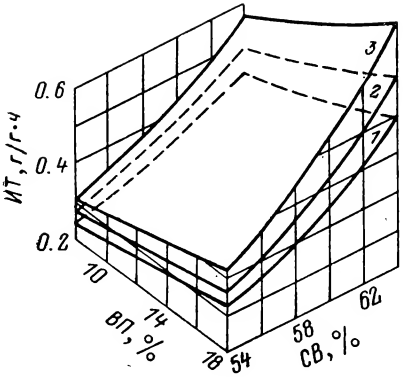


Рис. 1. Зависимость интенсивности транспирации (ИТ) от содержания воды в листьях растений (СВ) и влажности почвы (ВП) при разных уровнях освещенности (*1*—*3*).

1 — 0.6, *2* — 0.75, *3* — 0.9 кал/см²·мин.

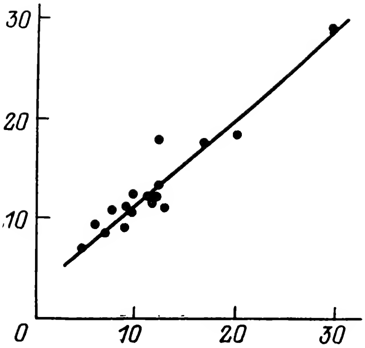


Рис. 2. Зависимость реального водного дефицита в листьях растений от дефицита влажности воздуха.

По оси абсцисс — дефицит влажности воздуха, мб; по оси ординат — реальный водный дефицит, %.

$$y_1 = 0.140 + \exp\{0.095x_1 + 0.049x_2 + 1.496x_3 - 8.656\},$$

где y_1 — расчетные значения интенсивности транспирации (г/г·ч); x_1 — содержание воды в листьях растений (%); x_2 — влажность почвы (%); x_3 — освещенность (кал/см^2·мин).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 7.6 и 9.0 %, что значительно меньше принятого в экологических исследованиях уровня 25 % (Гильманов, 1978). Наибольшее влияние (41.7 %) на интенсивность транспирации оказывает содержание воды в листьях растений, меньшее — влажность почвы (24.4 %) и освещенность (19.2 %). Этим вострец китайский существенно отличается, например, от *Stipa krylovii*, на интенсивность транспирации которого преимущественное влияние оказывает освещенность (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1989). Дело здесь, видимо, в том, что при усилении почвенной и атмосферной засухи (и при соответствующем этому увеличении реального дефицита) листья востреца китайского быстро свертываются в трубку, тем самым эффективно сокращая транспирирующую поверхность. Следствием такой структурной адаптации является преимущественное влияние на скорость испарения воды оводненности листьев и влажности почвы. Вместе с тем при сочетании высокой влажности почвы (и соответственно при низком водном дефиците в листьях) с высокой освещенностью интенсивность транспирации может заметно усиливаться (рис. 1).

Реальный водный дефицит в более сухой сезон наблюдений (1984 г.) изменялся по абсолютным значениям от 2.5 до 40.6 %. В более влажный 1985 г. этот диапазон составлял 3.7—20.5 %. Типичный минимум в 1984 г. равнялся 7.6, в 1985 г. — 5.8 %; типичные максимумы в соответствующие годы составляли 26.1 и 15.0 % (табл. 2). Амплитуда колебаний этого элемента водного режима была вдвое больше в 1984 г. по сравнению со следующим более влажным годом. В среднем реальный водный дефицит в листьях растений этого вида был не очень высок и составлял в 1984 г. 15.6 и в 1985 г. — 10.3 % (табл. 1).

Анализ показал, что реальный водный дефицит в своей сезонной динамике связан только с дефицитом влажности воздуха (r=0.950; рис. 2):

$$y_2 = 3.060 + 0.849x_4,$$

где y_2 — расчетные значения реального водного дефицита (%); x_4 — дефицит влажности воздуха (мб).

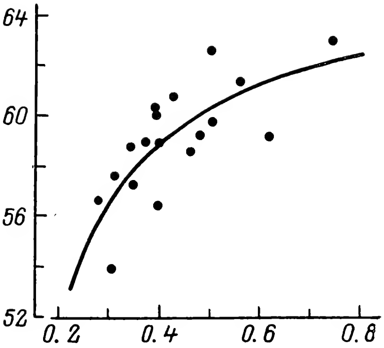


Рис. 3. Связь между интенсивностью транспирации и содержанием воды в листьях растений.

По оси абсцисс — интенсивность транспирации, г/г·ч; по оси ординат — содержание воды в листьях, %.

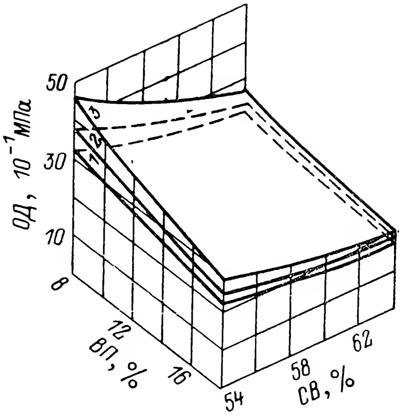


Рис. 4. Зависимость осмотического давления клеточного сока (ОД) листьев растений от содержания воды в листьях (СВ) и влажности почвы (ВП) при разных уровнях освещенности (*1*—*3*).

1 — 0.6, *2* — 0.75, *3* — 0.9 кал/см²·мин.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 9.3 и 12.6 %.

Влияние дефицита влажности воздуха на реальный водный дефицит в листьях растений может объясняться тем, что скорость поглощения воды корнями несколько отстает от скорости ее испарения. Недостаток воды в листьях может в этом случае компенсироваться за счет конденсационной влаги, которая усваивается листьями растений. Поскольку сезонная динамика реального водного дефицита не коррелирует с сезонной динамикой оводненности листьев (что будет показано ниже), можно предположить, что водный дефицит создается в основном в моторных клетках, изменения содержания воды в которых приводят к свертыванию и развертыванию листьев. Так, при усилении сухости воздуха и почвы количество воды в них снижается, листья свертываются в трубку, сокращая транспирирующую поверхность. Общее содержание воды при этом может не измениться за счет перемещения влаги по осмотическому градиенту в другие ткани листа.

Содержание воды в листьях растений в среднем по годам наблюдений изменялось незначительно (табл. 1). Можно только отметить, что в 1985 г. этот показатель был несколько ниже, чем в предыдущем. Мало различались по годам наблюдений не только средние значения оводненности листьев, но и типичные минимумы и максимумы, а также амплитуды колебаний этого элемента водного режима (табл. 2).

Вместе с тем анализ показал, что, несмотря на довольно высокую стабильность, сезонная динамика содержания воды в листьях растений коррелирует с сезонной динамикой интенсивности транспирации ($r=0.767$; рис. 3):

$$y_3 = 66.1 - 2.857/x_5,$$

где y_3 — расчетные значения содержания воды в листьях растений (%); x_5 — интенсивность транспирации (г/г·ч).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 2.0 и 2.4 %.

Содержание воды в листьях растений резко уменьшается при снижении интенсивности транспирации ниже 0.5—0.6 г/г·ч (рис. 3). Это может быть вызвано тем, что при уменьшении влажности почвы снижается скорость транспирационного тока. При этом даже незначительное превышение скорости испарения воды над скоростью ее поглощения должно вызвать заметное снижение оводненности листьев. Если при этом будет увеличиваться реальный водный дефицит и листья начнут свертываться (способствуя тем самым снижению интенсивности транспирации), то содержание воды в листьях может стабилизироваться. При увеличении влажности почвы оводненность листьев восстанавливается, по-видимому, за счет того, что поглощение воды опережает ее испарение свернутыми листьями растений. По мере насыщения листьев водой транспирационная поверхность будет увеличиваться, скорость поглощения и испарения воды придут в соответствие друг другу, а содержание воды в листьях стабилизируется на другом, более высоком уровне.

Осмотическое давление клеточного сока листьев растений вострeца китайского изменялось в широких пределах. Наиболее изменчивым этот элемент водного режима был в относительно более сухом 1984 г. В 1985 г. амплитуда колебаний осмотического давления клеточного сока была почти в 3 раза меньше и составляла всего 5.5×10^{-1} МПа. Типичный максимум осмотического давления в 1985 г. был даже меньше медианы ($q_{0.5}$) этого показателя в 1984 г. (табл. 2). Несмотря на столь высокую подвижность, средние значения осмотического давления по годам наблюдений различались не очень существенно (табл. 1).

В результате проведенных расчетов было установлено, что сезонная динамика осмотического давления клеточного сока определяется влажностью почвы, содержанием воды в листьях и освещенностью ($R^2=0.834$; рис. 4):

$$y_4 = 13.9 + \exp\{7.122 - 0.09x_1 - 0.078x_2 + 2.043x_3\},$$

где y_4 — расчетные значения осмотического давления клеточного сока листьев растений ($\times10^{-1}$ МПа).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации составляют соответственно 5.4 и 6.9 %.

Наибольшее влияние на осмотическое давление клеточного сока оказывает влажность почвы — 45.4 %. Содержание воды в листьях растений и освещенность оказывают меньшее влияние (20.7 и 17.3 % соответственно) на сезонную динамику этого показателя. Осмотическое давление увеличивается при уменьшении влажности почвы и содержания воды в листьях. Если при этом имеет место высокая освещенность, то это также способствует заметному увеличению осмотического давления (рис. 4). При высоких величинах влажности почвы и содержания воды в листьях растений изменения освещенности практически не оказывают влияния на этот элемент водного режима растений.

Таким образом, видно, что сезонная динамика элементов водного режима вострeца китайского в большой степени зависит от колебаний факторов среды. Влажность почвы оказывает влияние на интенсивность транспирации и осмотическое давление клеточного сока. Дефицит влажности воздуха влияет на водный дефицит в листьях растений. Несмотря на то что этот показатель непосредственно не связан с другими элементами водного режима (во всяком случае, не удалось выявить статистически значимые связи), он, по-видимому, влияет на движение листовых пластинок. Свертывание листьев при усилении сухости воздуха и почвы влияет на скорость испарения воды и опосредованно на другие элементы водного режима растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобровская Н. И., Свешникова В. М. Водный режим // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1988. С. 31—52. — *Буевич З. Г.* Жизненные формы растений // Горная лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, 1983. С. 130—135. — *Гильманов Т. Г.* Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 1978. 168 с. — *Горшкова А. А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 274 с.— *Дрейпер Н.*, *Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1986. Ч. 1. 366 с. — *Измайлова Н. Н.* Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 115—119. — *Лавренко Е. М.* О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики // Пробл. освоения пустынь. 1978. № 1. С. 3—19. — *Полюшкин А. П.*, *Горшкова А. А.* Способность степных пастбищных растений к повторному отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1979. С. 50—116. — *Чойжамц Б.* К экологии злаков Восточного Хангая (МНР): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978. 20 с. — *Шереметьев С. Н.*, *Жаргалсайхан Л.* Водный режим и надземная фитомасса *Stipa krylovii* (*Poaceae*) в восточной части МНР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 856—866. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 351 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1988.

УДК 581.1 (517.3) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

В. М. Свешникова

ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ КЛЕТОЧНОГО СОКА У РАСТЕНИЙ МОНГОЛИИ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ

V. M. SVESHNIKOVA. OSMOTIC PRESSURE OF CELLULAR SAP IN MONGOLIAN PLANTS AS AN INDEX FOR EVALUATION OF THEIR WATER SUPPLY

Излагаются впервые полученные результаты определений осмотического давления клеточного сока у многих видов растений пустынь, пустынных, сухих и горных степей Монголии. Приведенные величины осмотического давления сравниваются с полученными у растений аналогичных зон Азии, Африки, Америки, Европы, что иллюстрирует значение этого показателя водного режима для оценки водообеспеченности растений в разных географических условиях.

В аридных областях, где наиболее резко выражено лимитирующее значение недостатка влаги и высокой температуры для жизнедеятельности растений, очень важно и интересно получение данных об осмотическом давлении (ОД) клеточного сока, которое служит показателем гидратуры растений. В анализе эколого-физиологических адаптаций, обеспечивающих устойчивость к недостатку влаги у основных представителей растительного покрова в степных, полупустынных зонах, значительное место принадлежит определению размеров ОД клеточного сока растений.

В работах Б. А. Келлера (1918, 1952), А. В. Благовещенского (1928) подчеркивается существование связи между величинами ОД и степенью влагообеспеченности местообитаний. Широко представлены данные о величинах ОД различных типов растений, присущих различным географическим зонам Земли (Walter, 1962, 1968; Вальтер, 1975). Поэтому интересно на основании впервые полученных довольно обширных материалов охарактеризовать ОД у растений пустынь, равнинных и горных степей Монголии.

Материал и методика

Материал был собран в опустыненных степях на северных шлейфах Гобийского Алтая (аймак Булган в 1970, 1971, 1974, 1975 гг. для 37 видов), сухих степях Средней Халхи (сомон Унджул в 1973 и 1974 гг. для 68 видов), в крайне аридных пустынях Заалтайской Гоби и Юго-Восточной Гоби (сомон Эийхин-Гол, Дзун-Мод в 1975 г. для 42 видов), в горных степях Хангая (госхоз Тэвшрулэх в 1977 г. для 65 видов). Для определений осмотического давления использован криоскопический метод (Walter, 1939).

Результаты и обсуждение

Результаты измерений ОД, как нам кажется, интересно представить в нескольких аспектах: диапазоны этого показателя водного режима у доминантных и наиболее часто встречающихся видов в разных зонах, вычленение видов, отличающихся самыми высокими значениями ОД, величины ОД в пределах одного рода, сопоставление уровней ОД, найденных у растений Монголии и у пустынных, степных и горных растений других стран.

Весь диапазон величин ОД у растений горных степей Монголии в Хангае находится между 9 и 32 атм (Свешникова, Измайлова, 1977), сухих степей — от 14 до 46, пустынь — от 24 до 72 атм (табл. 1, 2). Такое сопоставление уже достаточно ярко отражает реакцию этого показателя на степень водообеспеченности перечисленных регионов.

В пределах пустынной зоны обнаруживается самый большой разброс в величинах ОД по сравнению с данными для районов с относительно благополучным водоснабжением. Для пустынных растений характерно наличие наиболее высоких значений ОД (до 60—72 атм) (табл. 1).

В сухих степях (при более высокой влагообеспеченности по сравнению с пустынной зоной) уже не встречаются виды с ОД выше 43, в горных холодных степях —

ТАБЛИЦА 1

Среднее значение осмотического давления (ОД) клеточного сока у растений пустынной зоны Монголии (атм)

Вид	ОД	Вид	ОД
Calligonum mongolicum	24.6	*Glycyrrhiza uralensis*	41.8
Arnebia guttata	25.0	*Salsola arbuscula*	42.1
Cancrinia discoidea	25.6	*Anabasis brevifolia*	43.5
Salsola collina	26.6	*Zygophyllum rosovii*	43.6
Zygophyllum pterocarpum	27.8	*Tamarix ramosissima*	44.3
Phragmites australis	28.5	*Iljinia regelii*	44.8
Caragana leucophloea	29.0	*Halogeton glomeratus*	45.0
Heteropappus altaicus	30.0	*Eurotia ceratoides*	45.6
Bassia dasyphylla	30.0	*Artemisia rutifolia*	46.1
Chesneya mongolica	30.6	*A. frigida*	46.3
Clematis fruticosa	31.3	*Sympegma regelii*	47.8
Zygophyllum potaninii	33.6	*Asterothamnus centrali-asiaticus*	49.0
Donthostemon integrifolius	34.0	*Spiraea sericea*	52.4
Ajania achilleoides	34.2	*Cymbaria dahurica*	54.0
Cleistogenes songorica	34.3	*Astragalus melilotoides*	55.7
Artemisia dracunculus	34.7	*Nitraria sibirica*	57.8
Allium mongolicum	36.2	*Zygophyllum xanthoxylon*	60.0
Artemisia xerophytica	37.2	*Ephedra przewalskii*	60.6
A. adamsii	38.6	*Haloxylon ammodendron*	62.0
Potaninia mongolica	39.1	*Salsola passerina*	65.2
Populus diversifolia	39.2	*Reaumuria soongorica*	72.0
Brachanthemum gobicum	40.2		

ТАБЛИЦА 2
Средние значения осмотического давления (ОД) клеточного сока у растений степной зоны Монголии (атм)

Вид	ОД	Вид	ОД
Stipa klementsii	14.4	*Allium anisopodium*	30.5
Festuca sibirica	14.4	*Spiraea flexuosa*	30.5
Allium tenuissimum	14.8	*Artemisia rutifolia*	30.5
Chenopodium cristatum	15.6	*Allium eucocephalum*	30.7
Thymus gobicus	16.6	*Spiraea aquilegifolia*	31.1
Arenaria capillaris	17.8	*Oxytropis aciphylla*	31.3
Allium senescens	17.8	*Kochia prostrata*	31.5
A. bidentatum	18.0	*Cleistogenes squarrosa*	32.0
Artemisia scoparia	19.5	*Artemisia pamirica*	32.2
Ephedra monosperma	19.7	*A. xerophytica*	32.2
Chamaerhodos erecta	19.7	*A. dracunculus*	32.4
Astragalus brevifolius	20.2	*Stipa grandis*	33.0
Artemisia adamsii	21.9	*Dontostemon integrifolius*	33.4
Carex stenophylla	22.4	*Carex pediformis*	33.6
Caragana microphylla	23.8	*Ajania achilleoides*	34.0
Allium odorum	25.0	*A. palustris*	34.7
Koeleria cristata	25.0	*Eurotia ceratoides*	36.7
Thalictrum petaloideum	26.2	*Dasiphora fruticosa*	37.2
Leymus chinensis	26.2	*Lonicera altaica*	37.4
Artemisia frigida	26.2	*Potaninia mongolica*	37.7
Glycyrrhiza uralensis	27.0	*Artemisia adamsii*	38.1
Psammochloa villosa	28.3	*Caragana microphylla*	38.6
Phragmites australis	28.5	*Stipa glareosa*	39.9
Caragana pygmaea	28.6	*S. sibirica*	40.0
Cymbaria dahurica	28.6	*S. gobica*	40.3
Festuca sibirica	28.6	*Caragana leucophloea*	40.4
Salsola collina	28.6	*Stipa krylovii*	40.6
Ammopiptanthus mongolicus	28.8	*Galium boreale*	42.0
Carex duriuscula	29.5	*Agropyron cristatum*	44.5
Heteropappus altaicus	30.4	*Artemisia rutifolia*	46.1

выше 32 атм. Здесь обнаруживаются виды с ОД ниже 10 атм (Свешникова, Измайлова, 1977).

Среди видов, произрастающих в степях, самыми высокими величинами ОД (40 атм и выше) отличаются представители рода *Stipa* — *S. krylovii* и *S. gobica*, а также *Artemisia frigida*, значения около 40 атм зафиксированы для *Eurotia ceratoides*, *Caragana leucophloea*, *Dasiphora fruticosa*, *Potaninia mongolica* (табл. 2). Вообще же здесь выделяются три основные группы видов: с ОД 15—25 (35 % изученных), 25—35 (50 %) и с наиболее высокими значениями ОД, равными 35—45 атм (15 %).

Более детальный анализ данных, полученных для пустынной зоны Монголии (табл. 1), показывает, что здесь отсутствуют растения с ОД ниже 25 атм, 40 % видов имеют ОД, равное 25—35 атм. Более высокое ОД — от 35 до 45 атм — отмечено у 25 % изученных видов, от 45 до 60 атм — у 25 %. Около 10 % видов отличаются особенно большими значениями ОД, равными 60—72 атм. К ним относятся *Reaumuria songarica*, *Salsola passerina*, *Haloxylon ammodendron*, *Ephedra przewalskii* и *Zygophyllum xanthoxylon*. *Spiraea serica*, *Cymbaria dahurica*, *Astragalus melilotoides* имеют ОД клеточного сока выше 50 атм.

Следующий аспект в рассмотрении материалов, полученных для растений Монголии, — различия в уровне ОД в пределах одного рода и вида (табл. 3). Так, среди 7 видов *Artemisia* разброс в уровне этого показателя значителен: от 13.0 до 46.1 атм. Причем естественно, что наиболее низкие величины ОД были отмечены у *Artemisia adamsii*, произрастающей в чиевнике, и у *A. dracunculus*, обитающей в сайрах. У растений *A. dracunculus* и *A. frigida* в степной и пустын-

ТАБЛИЦА 3

Величина осмотического давления клеточного сока (атм) у видов одного рода и растений одного вида в степной и пустынных зонах

Вид	1973 г., степи	1974 г., пустыни
Allium tenuissimum	14.2	—
A. anisopodium	14.5	30.5
A. mongolicum	17.8	36.2
A. senescens	17.8	28.1
A. bidentatum	18.0	28.8
A. odorum	25.0	—
Artemisia scoparia	19.5	—
A. adamsii	21.9	38.6
A. frigida	26.8	46.1
A. rutifolia	30.3	46.1
A. xerophytica	32.2	37.2
A. dracunculus	32.4	34.7
A. palustris	—	34.7
Stipa klemenzii	14.4	32.0
S. grandis	33.6	—
S. gobica	—	40.3
S. sibirica	40.0	—
S. krylovii	40.6	—

ной зонах обнаруживаются очень большие различия в значениях ОД, что определяется различием во влагообеспеченности в местах произрастания. Так, у *A. dracunculus* в степной части Монголии ОД равно 32.4, в пустынной — 34.7, у *A. frigida* — 26.8 и 46.1 атм.

Для 5 видов рода *Stipa* зафиксирован большой разброс в значениях ОД в степной зоне — от 14.4 до 40.6 (табл. 3) и от 32.0 до 40.3 атм у тех же видов в пустынной зоне. У 6 видов рода *Allium* уровень ОД резко повышался (обычно вдвое) у растений, обитающих в резко засушливых условиях.

В целом можно сказать, что растения, относящиеся к одному роду и виду, в степной зоне имеют заметно более низкую концентрацию клеточного сока, чем в пустыне.

Интересно сопоставить величины ОД, найденные для растений 3 основных природных зон Монголии (рис. 1). Представленная диаграмма показывает, что в горных степях Хангая диапазон этого показателя водного режима от 9 до 33, в равнинных степях — от 16 до 45, в пустынной зоне — от 25 до 72 атм. Следует подчеркнуть, что наиболее широк диапазон ОД у пустынных растений. Все эти данные хорошо соответствуют уровням водообеспеченности растений сравниваемых территорий.

Благодаря достаточно обширным сведениям об ОД растений, полученным во многих горных, степных и пустынных зонах земного шара, можно оценить положение растений Монголии среди них. Суждения о возможных диапазонах ОД у растений различных горных систем опираются на данные, полученные для Центрального Кавказа (Нахуцришвили, 1971), Хангая (Свешникова, Измайлова, 1977), Альп (Walter, 1962, 1968) и Западного Тянь-Шаня (Благовещенский, 1928; Молотковский и др., 1973) (рис. 2). Обнаруживается сходство общих диапазонов величин ОД (от 5—16 до 36 атм) у растений Хангая и растений гор гумидного типа, таких как Кавказ и Альпы. Напротив, в горных системах, расположенных в континентальном поясе (Тянь-Шань), встречаются растения с более высокими показателями ОД (до 62 атм), близкими наблюдаемым у растений пустынь.

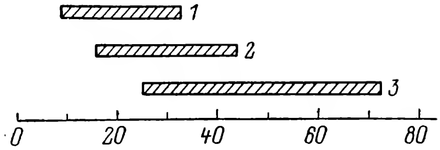


Рис. 1. Диапазон осмотического давления клеточного сока у растений в разных зонах Монголии.

1 — горные степи (Свешникова, Измайлова, 1977), *2* — сухие степи (данные настоящей работы), *3* — пустыни (данные настоящей работы). По оси — осмотическое давление, атм.

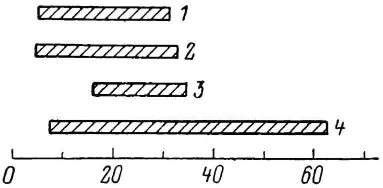


Рис. 2. Диапазон осмотического давления клеточного сока у растений различных горных систем.

1 — Центральный Кавказ, *2* — Хангай, *3* — Альпы, *4* — Западный Тянь-Шань. По оси — то же, что на рис. 1.

Весьма большой материал о величинах ОД имеется для растений степных территорий (рис. 3). Самые узкие диапазоны ОД (от 10 до 35 атм) найдены у растений степей Восточной Сибири (Вальтер, 1975), Средней Европы (Вальтер, 1975) и Турции (Birand, 1938). Более широкий диапазон ОД (от 15 до 45 атм) имеют растения степей Монголии (наши данные), прерий Северной Америки (Walter, 1968) и саванн Восточной Африки (Walter, 1962). Наиболее высокими значениями ОД (25—55 атм) отличаются виды, распространенные на пространствах сухих и опустыненных степей Казахстана (Свешникова, 1979).

Таким образом, растения сухих степей Монголии по найденным уровням ОД и их диапазону занимают промежуточное положение между растениями степей с умеренно теплым климатом и достаточной влагообеспеченностью (Средняя Европа и прерии США) и растениями пустынных степей Казахстана и Монголии. Они близки по этим показателям растениям саванн Судана.

Возможность сопоставления ОД растений различных пустынь земного шара представляется, как нам кажется, особенно интересной. Наиболее высокие значения ОД, обнаруженные у растений пустынь Сонора (Walter, 1962), Намиб и Негев (Schulze et al., 1972) и высокогорных пустынь Памира (Свешникова, 1956), оказались близкими (рис. 4). Тогда как в пустынной зоне Монголии максимальные величины такие же, как в особенно засушливых пустынях Южной Африки (Карру) (Вальтер, 1975).

Особое место по максимально высоким величинам ОД занимают растения, произрастающие в пустынях Египта и Аравии (Неджеб и Сахара — Killian,

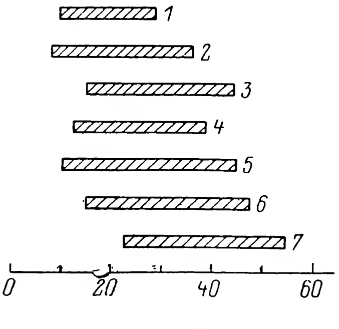


Рис. 3. Диапазон осмотического давления клеточного сока у растений различных степей.

1 — Восточная Сибирь, *2* — Средняя Европа, *3* — Монголия (данные настоящей работы), *4* — Турция, *5* — прерии Северной Америки, *6* — саванны Судана, *7* — сухие степи Казахстана. По оси — то же, что на рис. 1.

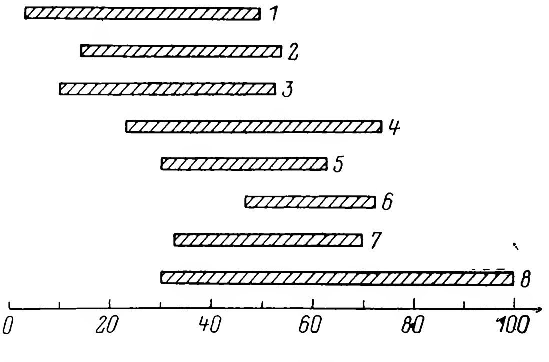


Рис. 4. Диапазон осмотического давления клеточного сока у растений различных пустынь.

1 — Сонора (Юго-Западная Америка), *2* — пустыня туманов Намиб (Южная Африка), *3* — Памир, *4* — Монголия (данные настоящей работы), *5* — Синай (Израиль), *6* — Карру (Африка), *7* — Австралия, *8* — Неджеб и Сахара (Северо-Западная Африка). По оси — то же, что на рис. 1.

1945; Синай — Evenary (Schwarz), Richter, 1937). Например, в пустыне Неджеб ОД, равное 73—117 атм, имеют виды из родов *Zygophyllum*, *Suaeda*, *Salsola*, *Anabasis* и такие жестколистные растения, как *Olea*, *Rhus*, *Encelia*, *Viscum*. В Сахаре подобные высокие значения ОД имеют виды *Atriplex*, *Limoniastrum*, *Peganum*, в Австралии — виды *Acacia*, *Atriplex* (Walter, 1962; Вальтер, 1975).

Приведенный обзор данных иллюстрирует резкую дифференциацию уровней водоснабжения растений в той или иной географической обстановке. Найденные высокие значения ОД у растений пустынь различных материков являются одним из ярко проявляющихся следствий напряженности факторов среды, в первую очередь недостатка влаги в почве. При этом четко выступает такая закономерность: чем суровее природные условия, тем более велик уровень ОД и шире диапазон значений ОД у разных видов растений. Эти показатели раскрывают одну из адаптационных возможностей растений преодолеть крайний недостаток влаги. Растения пустынной зоны Монголии, отличаясь высокими значениями ОД, демонстрируют яркий пример такой адаптации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский А. В. К вопросу о величине осмотического давления у растений различных местообитаний // Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928. С. 15—16. — *Вальтер Г.* Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1975. Т. 3. 426 с. — *Келлер Б. А.* Несколько данных об осмотическом давлении клеточного сока у растений в связи с характером местообитаний // Зап. Воронеж. с.-х. ин-та, 1918. Вып. 3. С. 27—45. — *Келлер Б. А.* Осмотическое давление и содержание воды в ассимиляционных органах растений как средство для выяснения и оценки эколого-морфологических особенностей // Тр. Лаб. эволюц. экол. раст. 1952. Т. 3. С. 171—213. — *Молотковский Ю. И.*, *Ахметшина Н. А.*, *Крошечкина А. Г.* Водный режим некоторых растений пояса крупнозлаковых полусаванн хребта Рангон-Тау // Экология. 1973. № 4. С. 42—50. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1971. 200 с. — *Свешникова В. М.* Осмотическое давление у высокогорных растений // Тр. АН ТаджССР. 1956. Т. 45. С. 54. — *Свешникова В. М.* Доминанты Казахстанских степей. Л.: Наука, 1979. 191 с. — *Свешникова В. М.*, *Измайлова Н. Н.* Осмотическое давление у растений Хангая // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука, 1977. Т. 7. С. 143—148. — *Birand H. A.* Untersuchungen zur Wasserökologie der Steppenpflanzen bei Ankara // Jahrb. Wiss. Bot. 1938. Bd 87. Hf 2. S. 93—172. — *Evenari M.* The water balance of plants in desert conditions // Desert research intern. symposium. proc. Res. Counc. Israel Special publ. 2. 1953. P. 1—8. — *Evenari* (*Schwarz*) *M.*, *Richter R.* Physiological ecological investigations in the Wilderness of Iudae // Linn. Soc. Journ. 1937. Vol. 11, N 33. P. 17—30. — *Killian Ch.* Observations sur la biologie de quelques plantes fezzaniases // Publ. Inst. Rech. Sahara. 1945. T. 4. P. 25—60. — *Schulze E. D.*, *Lange O. L.*, *Koch W.* Ökologische Untersuchungen in Wild- und Kulturpflanzen der Negev-Wüste // Ökologia (Berl.). 1972. Bd 8, Hf 4. S. 334—355. — *Walter H.* Die krioskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen // Handb. biol. Arbeitsmethoden. Stutgart, 1939. Abt. XI, Bd 4. S. 353—371. — *Walter H.* Die Vegetation der Erde in ökophysiologischen Betrachtung. Jena: Gustav Fisher Verlag, 1962. Bd 1. 538 S.; Bd 2. 1968. 1001 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 IX 1987.

УДК 579 : 582.21 (510) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

В. А. Мельник

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ О КОЛЛЕКЦИИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ, СОБРАННОЙ В. И. ПОЛЯНСКИМ В КИТАЕ В 1957 г. (ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ)

V. A. MEL'NIK. ADDITIONAL NOTES ON COLLECTION OF CRYPTOGAMIC PLANTS GATHERED BY V. I. POLYANSKY IN CHINA IN 1957 (DEUTEROMYCETES)

Приводятся определения 32 микроскопических грибов, собранных В. И. Полянским из Юньнаня и Хайнаня.

В феврале—июне 1957 г. известный советский альголог, сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР профессор В. И. Полянский в составе группы ботаников и зоологов участвовал в экспедиционной поездке по субтропикам и тропикам Китайской Народной Республики. Им был проведен сбор материалов по водорослям, а также отчасти и по другим группам низших растений на о-ве Хайнань и в провинции Юньнань. В основном эти коллекции уже обработаны. Однако еще не определен ряд образцов лишайников и водорослей на коре и древесине мертвых неидентифицированных деревьев и кустарников. Как известно, Полянский специально сбором микроскопических грибов не занимался. Тем не менее на таких образцах, возможность изучить которые представилась в январе 1989 г., был обнаружен ряд дейтеромицетов, в основном гифомицетов. Ниже приводится список этих грибов. Сведения о местонахождении даны по этикеткам Полянского, географические названия — в его же транскрипции.

Hyphomycetes

1. *Acrodictys globulosa* (Toth) M. B. Ellis. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у дороги из Чэли в с. Дамонлун (5 км от Чэли) 22 IV 1957.
2. *A. martini* Crane et Dumont. На коре неизвестного дерева, Хайнань, селекционная станция в Нада, 27 II 1957.
3. *Acrogenospora sphaerocephala* (Berk. et Br.) M. B. Ellis. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (588 км от Куньмина), 29 III 1957.
4. *Arthrinium phaeospermum* (Corda) M. B. Ellis. На влагалище сухого листа неизвестного злака, Юньнань, лес в ущелье у дороги из Чэли в Дамонлун, 22 IV 1957.
5. *Bactrodesmium longisporum* M. B. Ellis. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из с. Сяомэньян в Сымао (677 км от Куньмина), 4 V 1957.
6. *Berkleasmium pulchrum* Hol.-Jech. et Mercado. На коре мертвого дерева *Cassia siamea*, Юньнань, окр. с. Нан-тим, 7 IV 1957.
7. *Brachysporiella gayana* Batista. На коре неизвестного дерева, Хайнань, гора Чэн-лин, 22 II 1957.
8. *Ceratosporella lambdaseptata* Mats. На древесине старого пня, Юньнань, окр. Куньмина, около храма Цюнчжусы, 4 VI 1957.
9. *Chaetopsina catenulata* Samuels. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес в ущелье у шоссе из с. Сяомэньян в Чэли (704 км от Куньмина), 3 V 1957.
10. *Chalara inflatipes* (Preuss) Sacc. На древесине старого пня, Юньнань, окр. Куньмина, около храма Цюнчжусы, 4 VI 1957.
11. *Codinaea britannica* M. B. Ellis. На коре и древесине неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (659 км от Куньмина), 30 III 1957.
12. *C. simplex* Hughes et Kendrick. На сухой ветке неизвестного кустарника, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (588 км от Куньмина), 29 III 1957.

13. *Codinaea* — стадия аскомицета *Chaetosphaeria talbotii* Hughes, Kendrick et Shoemaker. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес в Шихуйяу, 27 IV 1957.

14. *Craspedodidymum abigianense* Lunghini et Onofri. На древесине неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (588 км от Куньмина), 29 III 1957.

15. *Cryptocoryneum rilstonii* M. B. Ellis. На коре живого дерева неизвестной породы, Хайнань, гора Чэн-лин, 22 II 1957.

16. *Dactylaria candidula* (Hoehnel) Bhatt et Kendrick. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (659 км от Куньмина), 30 III 1957.

17. *Dendryphiopsis atra* (Corda) Hughes. На древесине неизвестного дерева, Хайнань, гора Чэн-лин, 22 II 1957.

18. *Endophragmiella boothii* (M. B. Ellis) Hughes. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес около с. Манфей, 10 IV 1857.

19. *Eversia parvula* Hol.-Jech. На коре живого дерева *Cyclobalanopsis schotskyana*. Юньнань, окр. Куньмина, около храма Цюнчжусы, 4 VI 1957.

20. *E. subopaca* (Cooke et Ellis) Crane et Schokhn. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес около с. Манфей, 10 IV 1957.

21. *Gonytrichum chlamydosporium* Barron et Bhatt var. *chlamydosporium*. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (659 км от Куньмина), 30 III 1957.

22. *Helicosporium vegetum* C. G. Nees. На коре и древесине неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (659 км от Куньмина), 30 III 1957.

23. *Megalodochium inflatum* Hol.-Jech. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес около с. Манфей, 10 IV 1957.

24. *Moorella speciosa* P. Raghuveer Rao et Dev Rao. На коре неизвестного дерева, Юньнань, около с. Динха, 16 IV 1957.

25. *Periconia atra* Corda. На влагалище сухого листа неизвестного злака, Юньнань, лес в ущелье у дороги из Чэли в с. Дамонлун, 22 IV 1957.

26. *P. cookei* Mason et M. B. Ellis. На опавшем листе неизвестного дерева или кустарника, Юньнань, лес в Шихуйяу, 26 IV 1957.

27. *Phaeosaria clematidis* (Fuckel) Hughes. На коре неизвестного дерева, Хайнань, Нан-шан-лин, 3 III 1957.

28. *Phragmocephala glanduliformis* (Hoehnel) Hughes. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (659 км от Куньмина), 30 III 1957.

29. *Sporidesmium adscendens* Berk. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из Сымао в Чэли (588 км от Куньмина), 20 III 1957.

30. *S. leptosporum* (Sacc. et Roum.) Hughes. На древесине неизвестного дерева, Юньнань, лес в Шихуйяу, 27 IV 1957.

31. *S. minigelatinosum* Mats. На коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из с. Сяомэньян в Сымао (680 км от Куньмина), 4 V 1957.

Coelomycetes

32. *Aschersonia aleyrodis* Webber. На щитовках-вредителях на опавшем листе неизвестного дерева или кустарника, Юньнань, лес в Шихуйяу, 26 IV 1957.

Вместе с некоторыми из перечисленных гифомицетов иногда встречался своеобразный аскомицет *Nitschkia acanthostroma* Nannfeldt, легко узнаваемый по толстым острым шипам субикулюма, часто на аскомах *Hypoxylon* spp. Укажем следующие два местонахождения: на коре неизвестного дерева, Юньнань, лес у шоссе из с. Сяомэньян в Чэли (704 км от Куньмина), 3 V 1957; на коре неизвестного дерева, Хайнань, гора Чэн-лин, 22 II 1957.

Эти материалы пополняют сведения о коллекции низших растений В. И. Полянского и его вкладе в изучение этих организмов Юньнаня и Хайнаня. Касаясь состава выявленных дейтеромицетов, следует отметить, что половина из них относится к очень редким грибам, описанным из тропиков и субтропиков, 13 видов впервые внесены в гербарий грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1989.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.657.2 : 56 (118.2) (571.61/.64)

Г. П. Пнева

О *REYNOUTRIA* (*POLYGONACEAE*) ИЗ НЕОГЕНА ПРИМОРЬЯ И ЯПОНИИ

G. P. PNEVA. ON *REYNOUTRIA* (*POLYGONACEAE*) FROM THE NEOGENE OF THE PRIMORYE TERRITORY AND JAPAN

Приводятся результаты ревизии ископаемых видов сем. *Polygonaceae*, установленных в СССР. Публикуется новый вид *Reynoutria paleojaponica* sp. nov. и новая комбинация *Fallopia ukrainica* (Baik.) Pneva comb. nov.

При работе с сем. *Polygonaceae* для многотомного издания «Ископаемые цветковые растения СССР» мы рассматривали ископаемые находки,[1] обнаруженные на территории СССР. Таких находок немного, и все они ранее относились к родам *Polygonum* L. и *Rumex* L.

Согласно современным представлениям систематиков (Черепанов, 1973, 1981; Цвелев, 1987), часть видов, ранее относимых к роду *Polygonum*, принадлежит другим родам. В связи с этим *P. ukrainicum* Baik. (Байковская, 1965, по: Криштофович и Байковская, Сарматская фл. Крынки: 70, табл. 17, 7, рис. 23) следует относить к роду *Fallopia* Adans. — *F. ukrainica* (Baik.) Pneva comb. nov., поскольку этот вид близок к *F. baldschuanica* (Regel) Holub (=*Polygonum baldschuanicum* Regel), а *P. cuspidatum* Siebold et Zucc. fossile Nath. — к роду *Reynoutria* Houtt. *P. lapathiforme* Kownas, близкий современному виду *P. lapathifolium* L., остается в роде *Polygonum* в узком смысле, а *Rumex grandifolius* Cheleb. и *R. kamtschaticus* Fotjan. — в роде *Rumex*.

Особенно интересно первое установление в дальневосточных флорах рода *Reynoutria*. В описании этого вида, которому A. Nathorst (1888) посвящает всего 3 строчки, подчеркивается его сходство с *Polygonum cuspidatum* (=*Reynoutria japonica* Houtt.). Nathorst обращает также внимание на усеченную форму основания листа. Последнее обстоятельство очень важно, так как является одним из видовых отличительных признаков двух близких видов — *P. sachalinense* (Fr. Schmidt) Nakai и *P. cuspidatum* (Скворцов, 1973). У *P. sachalinense* листья продолговато-яйцевидные с сердцевидным основанием, длиной до 40 см. *P. cuspidatum* имеет короткояйцевидные, в основании усеченные листья, редко превышающие в длину 15 (20) см.

Приводим описание нового вида *R. paleojaponica* по двум его находкам в дальневосточной флоре СССР и Японии.

Reynoutria paleojaponica Pneva sp. nov.

Polygonum cuspidatum Siebold et Zucc. fossile Nathorst, 1888, Zur fossilen Flora Japans : 30, tab. X, fig. 16; Байковская, 1974, Верхнемиоценовая флора Южного Приморья: 71, табл. XV, *1*.

---

[1] В статье приводятся ископаемые находки, определенные до вида.

Листья широкоовальные. Верхушка короткозаостренная. Основание усеченное. Край листа цельный, слегка волнистый. Главная жилка мощная. Вторичные жилки очередные или почти супротивные, неровно широко расставленные, дуговидно изогнутые, ответвляются от главной жилки под углом 50—60°. Приближаясь к краю, они дают крупные ответвления, которые соединяются вдоль края с ответвлениями соседних жилок или с самими жилками, образуя характерные ряды убывающих петель. Между вторичными жилками встречаются более тонкие промежуточные жилки, отходящие от главной под более открытым углом. Третичные жилки редкие, образуют неправильные крупные петли (на 1 см приходится 2 третичные жилки), проходят перпендикулярно главной жилке. Местами видна рыхлая сеть жилок четвертого порядка.

Тип: отпечаток листа, нижний плиоцен, южная Япония, Ushigatani, Nathorst, 1888, l. c. : 30, tab. X, fig. 16. — таблица, *1*.

Местонахождение. Южное Приморье, левый берег р. Сиреневки (Пачихезы), 9 км от устья, нижняя часть усть-суйфунской свиты, верхний миоцен. — Южная Япония (Ушигатани в 7 км к северо-востоку от Фукуи), нижний плиоцен.

Примечание. Экземпляр, описанный Т. Н. Байковской (1974), отличается от типа вида неравномерно расположенными и выгнутыми вверх вторичными жилками. При просмотре *R. japonica* из гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР установлено, что такие отклонения в жилковании встречаются, хотя и чрезвычайно редки (среди всего материала с подобным жилкованием найден один лист).

R. japonica — многолетнее травянистое растение с наклонными или косо восходящими сильноветвистыми стеблями, достигающими в высоту 1.5—2.5 м; предпочитает солнечные места на холмах и в горах. Распространен в Японии (острова Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю), на п-ове Корея, в Китае и на Тайване (Ohwi, 1965). В СССР отмечен в культуре в городах средней полосы: Москве, Ярославле, Костроме (Скворцов, 1973) и даже в Ленинграде, вполне зимостоек. Близкий вид — *R. sachalinensis* — интродуцирован в европейскую часть нашей страны около 100 лет назад, прекрасно растет по всей лесной полосе. В отличие от *R. japonica* имеет почти прямой маловетвистый мощный стебель высотой от 2.5 до 4 м (таблица, *2*, *3*, *4*). Распространен в СССР на юге Сахалина и на Курилах.

Находка *R. paleojaponica* еще раз подчеркивает богатство неогеновой флоры Приморья и то, что в позднем миоцене она включала многие виды, теперь сохранившиеся в Японии, Китае и на п-ове Корея.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л.: Наука, 1974. 136 с. — *Криштофович А. Н.*, *Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Скворцов А. К.* Новые данные об адвентивной флоре Московской области // Бюл. Гл. бот. сада. 1973. Вып. 87. С. 5—11. — *Цвелев Н. Н.* О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1978. Т. 15. С. 128—142. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Nathorst A.* Zur fossilen Flora Japans // Palaeontol. Abh. 1888. Bd 4, Hf 3. S. 56. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1066 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 XII 1988 г.

УДК 582.26 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

Г. К. Хурсевич, Г. П. Черняева

ECTODICTYONACEAE — НОВОЕ СЕМЕЙСТВО ИЗ КЛАССА *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

G. K. KHURSEVICH, G. P. CHERNIAEVA. THE *ECTODICTYONACEAE*, A NEW FAMILY OF THE CLASS *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

В классе *Centrophyceae* выделены новое сем. *Ectodictyonaceae* и его типовой род *Ectodictyon* из плиоценовых отложений Восточной Сибири.

Верхнекайнозойские отложения, вскрытые скв. 126 (пос. Чара) в Чарской котловине Восточно-Сибирской платформы, в отдельных горизонтах содержат многочисленные створки диатомовых водорослей. Среди них одним из породообразующих представителей флоры является новый для науки вид, принадлежащий новому роду *Ectodictyon* gen. nov. Последний рассматривается в составе нового монотипного сем. *Ectodictyonaceae* fam. nov. Описание новых таксонов приведено ниже.

Ectodictyonaceae Churs. et Tschern. fam. nov.

Cellulae solitariae. Frustula disciformis, anulo intercalari praedita. Valvae circulares, in parte centrali concavae vel convexae. Areolae loculares, foramen internum et cribrum externum. Areolate radiales seriatae, margine tangentiales. Rimoportula una in limbum posita. Fultoportulae marginales cum quattuor satellite pores ad calcem radiales series areolarum locatae. Spinae submarginales irregulariter dispositae.

Typus familia: genus *Ectodictyon* Churs. et Tschern. gen. nov.

Familia monotypa.

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный, со вставочными ободками. Створки круглые, с сильно или слабо выпуклой либо вогнутой центральной частью. Структура створок из локулярных ареол с внутренним фораменом и наружным крибрумом. Ареолы расположены в радиальных рядах, которые у края переходят в тангенциальные. На загибе створки находится один двугубый вырост и кольцо краевых выростов с четырьмя щелевидными порами в конце радиальных рядов ареол. Здесь же имеются неравномерно расположенные шипы.

Тип семейства: род *Ectodictyon* Churs. et Tschern. gen. nov.

Отличается от сем. *Stephanodiscaceae* Makar. (Глезер, Макарова, 1986: 675—676) расположением велума на наружной поверхности створки.

Самостоятельность нового семейства обусловлена сочетанием таких важных таксономических признаков, как наличие ареол с наружным крибрумом и краевых выростов с четырьмя щелевидными порами.

Род Ectodictyon Churs. et Tschern. gen. nov.

Характеристика рода полностью соответствует описанию семейства.

Тип рода: *Ectodictyon varians* Churs. et Tschern. sp. nov.

Отличается от рода *Pontodiscus* Temnisk. et Sheshuk. (Темнискова-Топалова и др., 1981 : 1309; Моисеева и др., 1984 : 31—32) присутствием на загибе створки лишь одного двугубого выроста и кольца краевых выростов с четырьмя щелевидными порами; от родов *Stephanodiscus* Ehr. (Hâkansson, Locker, 1981 : 117—150; Round, 1981 : 458—459) и *Mesodictyon* Theriot et Bradbury (Theriot, Bradbury, 1987 : 357) — наружным крибрумом ареол, а также иным строением краевых выростов с опорами (у представителей рода *Stephanodiscus* ареолы прикрыты крибрумом на внутренней поверхности створки, краевые выросты преимущественно с тремя опорами; у видов рода *Mesodictyon* крибрум расположен внутри локулярной ареолы и краевые выросты имеют две опоры).

Ectodictyon varians Churs. et Tschern. sp. nov.

Створки 18—28 мкм в диам. Ареолы, 8—12 в 10 мкм, образуют радиальные ряды, у края переходящие в тангенциальные, 11—14 в 10 мкм. У мелких экземпляров крибрум ареол на наружной поверхности створки образует сплошную сеть; у крупных экземпляров в центральной части створки ареолы размещены более свободно, нередко центр створки бесструктурный. Загиб створки 2—5 мкм выс. со структурой, переходящей с лицевой части створки, и кольцом краевых выростов с опорами по его краю, 5—10 в 10 мкм, и неравномерно расположенными шипами (форма их не установлена, поскольку они обломаны). Краевые выросты с опорами на внутренней поверхности загиба находятся в заметных углублениях в конце радиальных рядов ареол (каждого ряда или второго—третьего) и представлены выступающими короткими трубками, каждая из которых сопровождается четырьмя щелевидными порами; на наружной поверхности загиба заканчиваются небольшими, круглыми отверстиями. Двугубый вырост один, находится на загибе створки в конце радиального ряда ареол. На внутренней поверхности загиба двугубый вырост имеет вид уплощенной трубки с ориентированной тангентально или радиально щелью. На наружной поверхности загиба он открывается небольшим круглым отверстием (табл. I, *1—8*; табл. II, *1—7*).

Тип: Восточная Сибирь, Чарская котловина, скв. 126 (пос. Чара), гл. 785 м, алеврит, плиоцен, в массе (породообразующий вид); коллекция Г. П. Черняевой; хранится в лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена ИГиГ АН БССР (Минск), № 1-В. С.

Пресноводный вымерший вид.

Авторы благодарят И. В. Макарову и В. А. Николаева за ценные замечания при подготовке настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И., Макарова И. В. Новые порядок и семейство диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 5. С. 673—676. — *Моисеева А. И., Николаев В. А., Шешукова-Порецкая В. С.* О положении *Pontodiscus miocenicus* (Krasske) Moiss. et Sheshuk. в системе *Bacillariophyta* // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 31—32. — *Темнискова-Топалова Д. Н., Козыренко Т. Ф., Моисеева А. И., Шешукова-Порецкая В. С.* Новый род *Pontodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 9. С. 1308—1311. — *Hâkansson H., Locker S. Stephanodiscus* Ehrenberg 1846, a revision of the species described by Ehrenberg // Nova Hedwigia. 1981. Bd 35, Hf 1. S. 117—150. — *Round F. E.* The diatom genus *Stephanodiscus*: an electron-microscopie view of the classical species // Arch. Protistenk. 1981. Vol. 124. P. 455—470. — *Theriot E., Bradbury J. P. Mesodictyon*, a new fossil genus of the centric diatom family *Thalassiosiraceae* from the Miocene Chalk Hills Formation, western Snake River Plain, Idaho // Micropaleontology. 1987. Vol. 33, N 4. P. 356—367.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск,
Лимнологический институт СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 21 V 1987 г.

УДК 582.683.2

В. П. Бочанцев

ОБ *ALYSSUM PARVIFLORUM* И НЕКОТОРЫХ БЛИЗКИХ ЕМУ ВИДАХ (*CRUCIFERAE*)

V. P. BOTSCHANTZEV. ON *ALYSSUM PARVIFLORUM* AND SOME CLOSELY RELATED SPECIES (*CRUCIFERAE*)

Рассмотрены вопросы самостоятельности *Alyssum parviflorum*, *A. stapfii* и *A. strigosum*, их синонимы и распространение этих видов, особенно на Кавказе и в Средней Азии.

В СССР *Alyssum parviflorum* Fisch. ex Bieb. в разное время называли поразному (*A. campestre* L., *A. parviflorum* Fisch. ex Bieb., *A. minus* (Nath.) Rothm., *A. rothmaleri* Galuschko) и иногда помещали ему в синонимы *A. micropetalum* Fisch. in DC., *A. micranthum* C. A. Mey. и *A. buschianum* Grossh.

В действительности же оказалось, что единственным приемлемым, отвечающим всем правилам названием для вида является *A. parviflorum* Fisch. ex Bieb. (Бочанцев, 1979). А остальные биномы являются его синонимами или синонимами двух других видов рода — *A. stapfii* Vierh. и *A. strigosum* Banks et Soland. Понять все это удалось в основном только после появления работ T. Dudley (1964, 1965).

Различия между указанными тремя видами лучше представить в форме ключа.

1. Чашелистики довольно долго остающиеся, но у созревающих стручочков опадающие. Стручочки опушены довольно крупными, оттопыренными звездчатыми, обычно с 6 примерно одинаковой длины лучами, чаще всего не налегающими друг на друга волосками, иногда с примесью более мелких, прижатых, преимущественно с 8 почти одинаковой длины лучами, звездчатых волосков . . . . 2. *A. stapfii.*

+ Чашелистики рано опадающие. Стручочки густо опушены мелкими с почти одинаковой длины лучами, прижатыми звездчатыми волосками и крупными, оттопыренными, звездчатыми разной длины лучами, налегающими друг на друга волосками . . . . 2.

2. Стручочки опушены мелкими, преимущественно 6-лучевыми, прижатыми и крупными, оттопыренными с 2 лучами волосками . . . . 3. *A. strigosum.*

+ Стручочки опушены мелкими, преимущественно 8-лучевыми, прижатыми и крупными, оттопыренными с 3—8 лучами волосками . . . . 1. *A. parviflorum.*

1. *Alyssum parviflorum* Fisch. ex Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 434; Maire, 1939, Bull. Soc. Hist. Nat. Afriq. Nord, 30, 5 : 258; id. 1967, Fl. Afriq. Nord, 13 : 233, fig. 82; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 357; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2 изд., 4 : 218; Боч. 1979, Новости сист. высш. раст. 15 : 149; Котов, 1979, Фл. Европ. части СССР, 4 : 84. — *Clypeola minor* Nathh. 1756, Fl. Monspel. : 21, nom. nud. — *Alyssum micropetalum* Fisch. in DC. 1821, Regni Veget. Syst. Nat. 2 : 313, nom. superfl.; Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1 : 139. — *A. minus* (Nathh.) Rothm. 1941, Feddes Repert. 50 : 77, nom. illeg.; Dudley, 1964, Journ. Arnold Arbor. 45, 1 : 63; id. 1965, in Davis, Fl. Turkey, 1 : 381; Аветисян, 1966, Фл. Армен. 5 : 200; Rech. f. 1968, Fl. Iran. 57 : 159. — *A. minus* (Nathh.) Rothm. var. *micranthum* (C. A. Mey.) Dudley, 1963, Arb. Univ. Bergen, Math.-Nat. ser., 13 : 6, p. p. quoad pl.; Dudley, 1965, l. c.; Rech. f. 1968, l. c. : 160. — *A. rothmaleri* Galushko, 1980, Фл. Северн. Кавк. 2 : 54, nom. superfl. — *A. campestre*

auct. non L. (1759) : L. 1763, Sp. Pl. ed. 2, 2 : 909; Ledeb. 1841 l. c. : 141; Шерматов, 1974, Опр. раст. Ср. Азии, 4 : 163. — *A. buschianum* auct. non Grossh. (1929): Аветисян, 1966, Фл. Армен. 5 : 200, in syn.

Тип: Ex Iberia, Fischer, 1817 (LE).

Распространение. От с.-з. Африки, Европы, ю.-з. Азии до Ирана и СССР (Крым, Кавказ, Казахстан, Средняя Азия).

Вопрос о том, что этот вид следует называть *A. parviflorum*, рассмотрен мною уже давно (Бочанцев, 1979). Однако тогда не были приведены еще два названия растений, помещенных мною в синонимы только здесь (*A. micropetalum* и *A. rothmaleri*).

При описании *A. micropetalum* (1821) в его синонимы был помещен *A. parviflorum* (1819). Произошло это только потому, что название *A. micropetalum*, хотя и без диагноза, появилось в литературе раньше описаний обоих растений (Besser, 1816) и этот источник цитируется в его протологе. Между тем упоминание названия растений без описания не означает его действительного обнародования. Поэтому нужно считать, что *A. parviflorum* был опубликован раньше, чем *A. micropetalum*.

Теперь необходимо решить, действительно ли оба рассматриваемые растения принадлежат к одному виду, как это следует из протолога *A. micropetalum*.

В Гербарии Ботанического института АН СССР хранится образец с этикеткой, написанной Биберштейном: «*Alyssum hirsuto* affine ex Iberia Comm. Fischer a. 1817». На ней приписано позже над названием растения — «*parviflorum* fl. t. c.», а под названием — «*A. micropetalum* Fisch. Dec. syst.». И в описании вида сказано, что он обитает в Грузии. Следовательно, этот образец и нужно считать типом *A. parviflorum*. Здесь же имеются экземпляры *Alyssum* с этикеткой, написанной Фишером: «*micropetalum* m. Iberia». В описании же этого вида сказано: «Hab. in Iberia (Bieb.) prope Tiflim (Fisch.)» (правильно Tiflis). Так как растения из Грузии с пометкой «Bieb.» несомненный тип *A. parviflorum*, то грузинские растения с пометкой «Fisch.» обозначают лектотип *A. micropetalum*, гербарными образцами которого являются те, что подписаны Фишером — «micropetalum m. Iberia».

Исследуя типы *A. parviflorum* и *A. micropetalum*, приходишь к выводу, что это один и тот же вид. К такому же выводу приходишь и на основании надписи на этикетке типа *A. parviflorum*, где имеются оба эти названия, и на основании описания *A. micropetalum*, у которого в синонимы помещен *A. parviflorum*. Таким образом, абсолютно достоверно установлено, что *A. micropetalum* является синонимом *A. parviflorum*.

Неправомерно выделение разновидности *A. minus* (Nathh.) Roth. var. *micranthum* (C. A. Mey.) Dudley (1963), потому что законное название вида — *A. parviflorum*, а его синонимом является *A. micropetalum*, но не *A. micranthum*—несомненный синоним *A. strigosum* Banks et Soland. (см. примечание к этому виду). Такая ошибка могла произойти только потому, что вскоре после описания *A. micropetalum* и *A. micranthum* их образцы начали путать и подписывать то тем, то другим названием или обоими названиями одновременно.

Совершенно неправильным было помещение *A. buschianum* Grossh. в синонимы *A. minus* (Аветисян, 1966). Это название действительно синоним, но другого вида — *A. stapfii* Vierh. (см. примечание к этому виду).

Сравнительно недавно виду было дано еще одно название — *A. rothmaleri* Galushko (1980). Оно явно излишнее потому, что у вида есть достоверное, приоритетное название *A. parviflorum*.

2. *Alyssum stapfii* Vierh. 1914, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 64 : 261, tab. 7, fig. 1; Dudley, 1965, in Davis, Fl. Turkey, 1 : 382; Rech. f. 1968, Fl. Iran. 57 : 161; Jafri, 1973, Fl. West Pakist. 55 : 119; Боч. 1977, Бот. журн. 62, 8 : 1201; Mouterde, 1986, Nouv. Fl. Liban et Syrie, 2 : 165. — *A. buschianum* Grossh. 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 3 : 307; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 358; Гроссг.

1950, Фл. Кавк. 2 изд., 4 : 218. — *A. pseudocalycinum* Zohary, 1941, Palest. Journ. Bot. Jerusal. ser. 2 : 160, fig. 11—15. — *A. antilibanoticum* Rech. f. 1949, Ark. Bot. (Stockholm), ser. 2, 1, 5 : 305, pl. 11.

Лектотип: Persien. Am Fuss des Kuh Bil, 19 V 1885, N 250, Stapf (WU).

Распространение. От ю.-з. Азии до Ирана, Афганистана, Пакистана и СССР (Армения, Азербайджан, Дагестан, Туркмения).

Под названием *A. buschianum* этот вид давно уже был известен с Кавказа (Гроссгейм, 1929, 1950; Буш, 1939). В последнее же время его сочли синонимом *A. minus* (Аветисян, 1966). Однако *A. buschianum* полностью соответствует характеристике очень своеобразного, ранее описанного вида *A. stapfii* и является только его синонимом. Поэтому *A. stapfii* в качестве самостоятельного вида должен быть включен в состав флоры Кавказа. Для территории Туркмении этот вид был впервые приведен мною (Бочанцев, 1977).

3. *Alyssum strigosum* Banks et Soland. 1794, in Russel, Nat. Hist. Aleppo, ed. 2, 2 : 257; Dudley, 1965, in Davis, Fl. Turkey, 1 : 382; Rech. f. 1968, Fl. Iran. 57 : 161; Mouterde, 1986, Nouv. Fl. Liban et Syrie, 2 : 154. — *A. micranthum* C. A. Mey. 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 1 : 22; Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1 : 140. — *A. minus* (Nathh.) Rothm. var. *micranthum* (C. A. Mey.) Dudley 1963, Arb. Univ. Bergen, Math.-Nat. ser., 13 : 6, p. p. quoad nom. — *A. minus* (Nathh.) Rothm. var. *strigosum* (Banks et Soland.) Zohary, 1966, Fl. Palaest. 1 : 287. — *A. micropetalum* auct. non Fisch. in DC. (1821): Dudley, 1965, in Davis, 1965, l. c.; Rech. f. 1968, l. c.

Тип: Syria, environs of Aleppo, Russel (BM).

Распространение. От с.-з. Африки, ю. Европы, ю.-з. Азии до Ирана и СССР (Грузия, Азербайджан, Дагестан, Туркмения).

В первоописании *A. micranthum* сказано: «Hab. in Tauria, in Iberia et in campis ad mare Caspium». В Гербарии Ботанического института АН СССР имеется только один экземпляр растения с этикеткой, написанной самим К. А. Мейером: «*Alyssum micranthum* mihi. Cult. in h. b. Petropolit. e seminibus quė prope Lenkoran 1830 legimus. 1834». Помимо того имеется еще один экземпляр растения со зрелыми плодами, идентичный предыдущему, с этикеткой: «*Alyssum micropetalum.* In littore maris Caspii pr. Lenkoran 16 Maji 1830. Enum. cauc. casp. N 1602». Совершенно ясно, что из семян этих образцов и были выращены растения, описанные под названием *A. micranthum.* Экземпляров же из Крыма и Грузии, упомянутых в описании этого вида, найти не удалось. Поэтому образец, выращенный в 1834 г. в Петербургском ботаническом саду из семян, происходящих из Ленкорани, следует избрать лектотипом *A. micranthum.*

Лектотип кавказского *A. micranthum* полностью отвечает характеристике описанного значительно раньше из Сирии *A. strigosum.* Следовательно, *A. micranthum* является несомненным синонимом *A. strigosum.*

Dudley (1965) и Rechinger (1968) помещали *A. micropetalum* в синонимы *A. strigosum.* Это явная ошибка. В качестве синонима здесь нужно было привести *A. micranthum,* так как *A. micropetalum* — синоним *A. parviflorum* (см. примечание к этому виду). По тем же причинам ошибочна и комбинация *A. minus* (Nathh.) Rothm. var. *micranthum* (C. A. Mey.) Dudley (1963).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Критические заметки о крестоцветных. 7 // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 15. С. 149—151. — *Besser W.* Catalogus plantarum in Horto botanico gymnasii Volhynensis Cremeneci cultarum. 1816. P. 8. — *Dudley T. R.* Studies in *Alyssum.* 1 // J. of the Arnold Arboretum. 1964. Vol. 45, N 1. P. 57—100. — *Dudley T. R. Alyssum* L. // Davis P. H. Flora of Turkey. 1965. Vol. 1. P. 362—409.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 XII 1988.

УДК 581.9 (597)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

Зыонг Дык Гуен, Л. В. Аверьянов

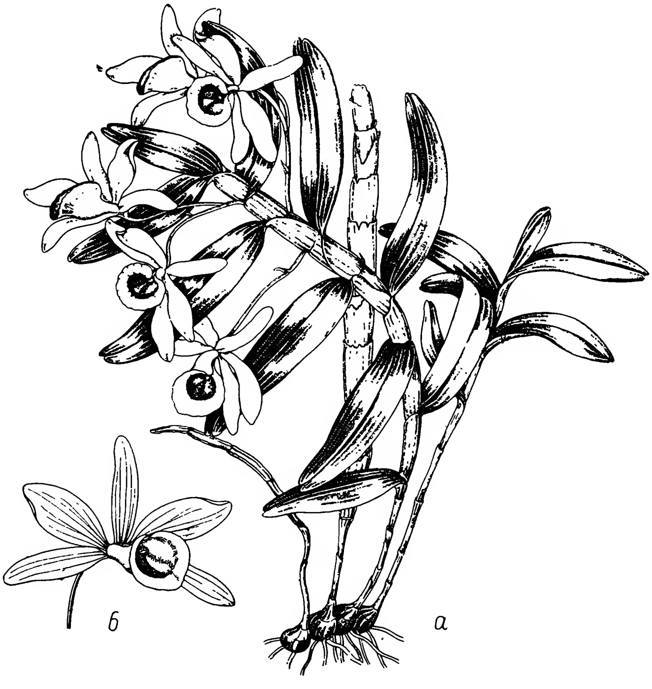
НОВАЯ РАЗНОВИДНОСТЬ *DENDROBIUM NOBILE* VAR. *ALBOLUTEUM* (*ORCHIDACEAE*) С ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

DUONG DUC HUYEN, L. V. AVERYANOV. A NEW VARIETY — *DENDROBIUM NOBILE* VAR. *ALBOLUTEUM* FROM THE SOUTH VIETNAM REGION

Приводятся латинский и русский диагнозы, а также изображение новой для науки разновидности *Dendrobium nobile* var. *alboluteum*.

Осенью 1988 г. в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР среди живых растений, собранных нами во Вьетнаме, зацвел экземпляр рода *Dendrobium* Sw., который нам представляется неизвестной ранее разновидностью широко распространенного в тропической Азии полиморфного вида *D. nobile* Lindl. Приводим диагноз и изображение этого растения (см. рисунок).

Dendrobium nobile Lindl. var. alboluteum Huyen et Aver. var. nov. Planta epiphytica. Caulis carnosus cylindricus, 25—30 cm longus, ad 1.5 cm crassus. Folia lanceolata vel late lanceolata, apice inaequaliter rotundato-biloba, (5) 6—8 (9) cm longa, (1.2) 2—2.5 cm lata. Inflorescentia bi-triflora, rachide pedicellisque viridibus; ovarium album; bracteae glabrae paleaceae, 6 mm longae, 2.5 mm latae. Flores 4.5—5 cm in diam, odore jucundo subdulci; sepala late lanceolata, 3—3.5 cm longa, 0.7—0.9 cm lata, striis sublilacinis vix conspicuis ornata apice vix lalacina; petala lateralia ovalia, apice acutiuscula, 2.8—3.2 cm longa,



Dendrobium nobile var. *alboluteum*.
а — общий вид растения, *б* — цветок.

1.3—1.5 cm lata, alba, apice vix sublolacina; labellum orbiculare ca 3 cm in diam. album, centro macula magna lutea notatum; columna unacum pede elongato viridula. Floret Septembri—Octobri.

Varietas nova floribus albo-luteis in Vietnam, ut videtur, *D. nobilis* Lindl. floribus lilacinis vel atrolilacinis omnio locum occupat.

Растение эпифитное. Стебель мясистый, цилиндрический, 25—30 см дл. и до 1.5 см толщ. Листья ланцетные или широколанцетные, на верхушке неравно округло двулопастные, (5) 6—8 (9) см дл., (1.2) 2—2.5 см шир. Соцветие 2—3-цветковое; ось соцветия и цветоножки зеленые, завязь белая; прицветники голые, пленчатые, 6 мм дл., 2.5 мм шир. Цветки 4.5—5 см в диам., с приятным сладковатым запахом; лепестки наружного круга широколанцетные, 3—3.5 см дл., 0.7—0.9 см шир., белые с едва заметными лиловатыми штрихами и чуть лиловыми кончиками; боковые лепестки внутреннего круга овальные, на верхушке островатые, 2.8—3.2 см дл., 1.3—1.5 см шир., белые, на верхушке едва лиловатые; губа округлая, около 3 см в диам., белая с крупным желтым пятном в центре; колонка и ее вытянутое основание зеленоватые. Цветет в сентябре—октябре.

Новая разновидность с чисто желто-белыми цветками на территории Вьетнама, по-видимому, полностью замещает типичный *D. nobile* Lindl., для которого характерны лиловые или темно-лиловые цветки.

Typus: («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum. Chupa, Gia Lu. 21 V 1985 LX—VN n 2107») — HN, LE.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 II 1989.

УДК 582.998 (479)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 7

В. Я. Николаев

ОБЗОР КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *HIERACIUM* ПОДРОДА *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*)

V. J. NIKOLAEV. A SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN SPECIES OF HIERACIUM, SUBGENUS *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*)

Дан обзор кавказских видов рода *Hieracium* подрода *Pilosella*, приводится краткий ключ для их определения. В результате пересмотра видового состава подрода нами признаны 27 видов.

В предшествующих обработках кавказских ястребинок указывалось различное число видов этого подрода. Во «Флоре Кавказа» А. А. Гроссгейм (1934) признает 10 основных и 22 переходных вида. А. Я. Юксип (1960) во «Флоре СССР», принимая описанные различными авторами многочисленные подвиды видов этого подрода в ранге видов, указывает для Кавказа 114 видов. В данной статье излагаются результаты критической ревизии кавказских ястребинок подрода *Pilosella*, предпринятой нами для издания «Конспект флоры Кавказа». Работа проводилась на основе гербарного материала, имеющегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), а также материала, полученного из зарубежных гербариев (B, BM, BP, FI, GE, LY, M, UPS, W). Районы указаны по схеме, разработанной для издания «Конспект флоры Кавказа» А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1986).

Subgenus *Pilosella* (Hill) S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 421; Tausch, 1828, Flora, 9, 1 : 50; Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 858; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280, : 1147 (cum auct. Tausch); Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 396 (cum auct. Tausch); P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 366. — *Pilosella* Hill, 1756, Brit. Herb. : 441; P. D. Sell a. C. West, Fl. Turk. 5 : 747. — *Hieracium* subgen. *Piloselloidea* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 114.

Тип: *H. pilosella* L.

Корневища горизонтальные или косые с зимующими розетками листьев. Стеблей от одного до нескольких, простых или ветвистых, несущих 1 или много корзинок. У основания стеблей часто развиваются горизонтальные или косо вверх направленные побеги, иногда заканчивающиеся корзинками. Листья обычно цельнокрайные (очень редко слегка зубчатые), постепенно суженные в слабо дифференцированный черешок, расположены в розетке при основании стебля и у многих видов на стебле. Язычки цветков красноватые или желтые, часто с красными полосками снаружи. Края ямок цветоложа короткозубчатые. Семянки до 2.5 мм дл., с ребрышками на верхушке, образующими городчато-зубчатый край.

1. Стебли безлистные, с одной, реже двумя корзинками . . . . 2.
+ Стебли облиственные или по крайней мере с одним листом. Корзинок (1) 2—50 (100) . . . . 5.
2. Листочки оберток яйцевидно-ланцетные, 2—3 мм шир., все притупленные; побеги до 5 (7) см дл., до 2 мм в диам . . . . . 1. *H. hoppeanum* Schultes
+ Листочки оберток линейно-ланцетные, 0.5—1.5 (2) мм шир., по крайней мере внутренние острые; побеги более длинные и тонкие . . . . 3.
3. Листочки оберток 0.5—1.5 мм шир., все острые; побеги до 25 см дл. и до 1 (1.3) мм в диам. . . . . 4.
+ Листочки оберток 1.5—2 мм шир., внутренние острые, внешние — тупые; побеги до 12 см дл. и около 1.5 мм в диам. . . . . 2. *H.×hyperuryum* Peter[1]
4. Листочки оберток неокаймленные или лишь узко светло окаймленные; корзинка 1, очень редко 2; стебли неветвящиеся . . . . 4. *H. pilosella* L.
+ Листочки оберток широко светло окаймленные; корзинок 1—2; стебли в нижней трети вильчато разветвленные . . . . 5. *H.×abakurae* Schelk. et Zahn
5. Корзинок (1) 2—7 (10); стебли обычно вильчато разветвленные от основания или в середине (за исключением *H.×longiscapum* Boiss. et Kotschy) . . . . 6.
+ Корзинок 7—50 (100); стебли разветвленные лишь у самой верхушки, образуя метельчатые или зонтиковидно-щитковидные соцветия . . . 11.
6. Листья зеленые или светло-зеленые; волоски в верхней части растения черные; листочки широко светло окаймленные . . . . 7.
+ Листья темно-зеленые, серо-зеленые или сизоватые; волоски в верхней части растения более светлые; листочки оберток не бывают светло окаймленными или лишь узко светло окаймленные . . . . 8.
7. Листочки оберток до 7 мм дл.; стебли неразветвленные . . . . 17. *H.×longiscapum* Boiss. et Kotschy
+ Листочки оберток до 12 мм дл.; стебли вильчато разветвленные . . . . 16. *H.×flagellare* Willd.

---

[1] В тексте обзора знаком × перед названием отмечены гибридогенные виды, которые могут самостоятельно размножаться (по-видимому, апомиктически) и расселяться в районы, где отсутствуют родительские виды.

8. Стебли до 25 (30) см выс., в нижней или средней части вильчато разветвленные . . . . 9.

+ Стебли до 50 см выс., лишь в верхней трети вильчато разветвленные . . . . 10.

9. Прикорневые листья до 15 см дл. и до 1.5 см шир.; стебли под корзинками 0.5—0.8 мм в диам. . . . . 6. *H.*×*bifurcum* Bieb.

+ Прикорневые листья до 7.5 см дл. и до 1 см шир.; стебли под корзинками 0.3—0.5 мм в диам. . . . . 3. *H.*×*ruprechtii* Boiss.

10. Соцветия с одиночными или немногочисленными щетинистыми волосками . . . . 8. *H.*×*leptophyton* Naeg. et Peter

+ Соцветия густо покрыты щетинистыми волосками . . . . 26. *H.*×*leptophytomorphum* Litw. et Zahn

11. Листья мягкие травянистые, эллиптические или ланцетные, зеленые или желто-зеленые; волоски на листьях 1—3 мм дл. . . . . 12.

+ Листья жесткие, ланцетные или линейно-ланцетные, обычно серо-зеленые или сизоватые; волоски на листьях 2—6 мм дл. . . . . 15.

12. Листья с обеих сторон опушенные звездчатыми волосками . . . . . 13.

+ Листья только снизу опушенные звездчатыми волосками . . . . 15. *H. caespitosum* Dumort.

13. Волоски опушения листьев мягкие, 1—3 мм дл.; обертки 6—7 мм дл. . . . . 14.

+ Волоски опушения листьев жесткие, 2—4 мм дл.; обертки 7—8 мм дл. . . . . 14. *H.*×*fallax* Willd.

14. Корзинки в сжатом щитковидном соцветии; листья до 2.5 см шир., тупые или острые . . . . 12. *H. cymosum* L.

+ Корзинки в рыхлом зонтиковидно-метельчатом соцветии; листья до 1 (1.5) см шир., острые . . . . 13. *H.*×*zizianum* Tausch

15. Растения, как правило, без побегов; обычно густо щетинисто и звездчато опушенные; прикорневые листья отсутствуют или их 1—2 (3), большей частью засыхающие ко времени цветения . . . . 16.

+ Растения, как правило, с побегами; умеренно щетинисто и звездчато опушенные; прикорневые листья (обычно более 3), сохраняющиеся ко времени цветения . . . . 24.

16. Соцветия без железок, очень редко с единичными темными железками на верхушках листочков обертки (за исключением *H.*×*schelkownikowii* Zahn) . . . . 17.

+ Соцветия, а иногда и верхние листья, с железками (обычно желто-бурого цвета) . . . . 21.

17. Щетинки на стебле вверх обращенные или прижатые к его поверхности . . . . 18. *H. echioides* Lumn.

+ Щетинки на стебле более или менее отклоненные . . . . 18.

18. Соцветие обычно сжатое зонтиковидное; средние стеблевые листья полустеблеобъемлющие . . . . 21. *H. caucasicum* Naeg. et Peter

+ Соцветие обычно рыхло-метельчатое; средние стеблевые листья у основания оттянутые . . . . 19.

19. Соцветия без железок; стеблевые листья в числе (8) 12—18 (20) . . . . 20.

+ Соцветия с железками; стеблевых листьев до 8 . . . . 22. *H.*×*schelkownikowii* Zahn

20. Волоски в нижней части стебля до 6 мм дл.; прикорневые листья ко времени цветения отсутствуют . . . . 19. *H. procerum* Fries

+ Волоски в нижней части стебля до 16 мм дл.; прикорневые листья во время цветения обычно сохраняются . . . . . . 20. *H.*×*macrotrichum* Boiss.

21. Листочки оберток умеренно или обильно железистые, обычно без или с единичными щетинковидными волосками . . . . 22.

+ Листочки оберток рассеянно железистые, обычно с многочисленными щетинковидными волосками . . . . 23.

22. Листочки оберток густо звездчато опушенные; стебли без простых волосков или у основания покрыты рассеянными щетинками 2—5 мм дл. . . . . 24. *H. verruculatum* Link

+ Листочки оберток рассеянно звездчато опушенные; стебли у основания густо покрыты щетинками 1—2 мм дл. . . . . 11. *H.×incaniforme* Litw. et Zahn

23. Верхние и средние стеблевые листья с железистыми волосками . . . . 23. *H.×maschukense* Litw. et Zahn

+ Верхние и средние стеблевые листья без железистых волосков . . . . 25. *H.×kozlowskyanum* Zahn

24. Стебли и листья голые или с рассеянными простыми волосками и единичными звездчатыми волосками . . . . 7. *H. piloselloides* Vill.

+ Стебли и листья обычно щетинисто и звездчато опушенные (гибриды *H. piloselloides* Vill.) . . . . 25.

25. Щетинковидные волоски у основания стебля 4—6 (10) мм дл., на листочках обертки 4—7 мм дл. . . . . . . 10. *H.×procerigenum* Litw. et Zahn

+ Щетинковидные волоски у основания стебля 2—4 (5) мм дл., на листочках обертки 1—3 (4) мм дл. . . . . 26.

26. Стеблевых листьев 5—10; листья с единичными железистыми волосками, в особенности по главной жилке с нижней стороны . . . . 27. *H.×pannoniciforme* Litw. et Zahn

+ Стеблевых листьев 2—6 (8); листья без железистых волосков . . . . 9. *H.×auriculoides* A. F. Lang

1. *H. hoppeanum* Schultes, 1814, Österreichs Fl., ed. 2, 2 : 428; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 119; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1151; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 274; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 681; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 366; Rech. f. 1977, Fl. Iran., 122 : 172. — *H. antennarioidiforme* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 683. — *H. cilicicum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 684. — *H. hoppeanum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 681. — *H. multisetum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 687. — *H. perileucum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 683. — *H. pilisquamum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 682. — *H. virentisquamum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 681. — *Pilosella hoppeana* C. H. et F. W. Schultz, 1862, Flora, 45 : 421; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 748.

Тип: «Auf Alpen in Österreich» (W?)

На субальпийских и альпийских лугах.

Распространение. ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Мегр.-Занг.

Ц. и Ю. Европа, Средиземноморье, юго-зап. Азия.

2. *H.×hypeuryum* Peter, 1884, Bot. Jahrb. 5 : 255; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 178; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1187; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 274; Юксип, 1960, Фл. СССР. 30 : 687; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ., 4 : 367. — *H. lamprocomoides* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 688. — *H. lamprocomum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 688. — *H. lasiothrix* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 687. — *Pilosella hoppeana×officinarum*: P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 761. (*Hieracium hoppeanum×H. pilosella*).

Описан из Швейцарии.

На субальпийских и альпийских лугах.

Распространение. ЦК: Малк.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ:

Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Сев., Дар., Нах., Ю. Караб.

Ц. и Ю. Европа, Средиземноморье, юго-зап. Азия (сев. Турция).

3. *H.×ruprechtii* Boiss. 1875, Fl. or. 3 : 861; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1439; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 278; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 544; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 367; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 173. — *H. tuscheticum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 543. — *Pilosella× ruprechtii* (Boiss.) Sell et West, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 433 p. p.; iid, 1975, Fl. Turk. 5 : 751 p. p. (*Hieracium hoppeanum×H. piloselloides*).

Лектотип: «Dagestania media, Gunib, in reg. subalpina. Jul. 1861, Ruprecht» (LE!).

В субальпийском поясе.

Распространение. ВК: В. Сулак., Кубин.

Ц., Ю., юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (сев. и юго-зап. Турция, сев.-зап. Иран).

4. *H. pilosella* L. 1753, Sp. Pl. : 800; Naeg. et Peter. 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 130; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1158; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 274; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 692; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 368. — *H. paradoxum* Kem.-Nath. 1953, Докл. АН АрмССР, 16, 2 : 51. — *H. kemulariae* Juxip, 1960, цит. соч. : 698. — *Pilosella officinarum* C. H. et F. W. Schultz, 1862, Flora, 45 : 421; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 752.

Описан из Швеции.

На субальпийских и альпийских лугах.

Распространение. ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Караб.; ЮЗ: Занг., Мегр.-Занг., Ю. Караб.

Почти вся Европа (за исключением арктической зоны и степных районов юго-востока европейской части СССР), юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

H. paradoxum Kem.-Nath. отличается только числом однокорзиночных ветвей, которые могли возникнуть вследствие повреждения верхушечной точки роста стрелки или в результате какой-нибудь другой аномалии, тем более что вид известен только из одного места сбора.

5. *H.×abakurae* Schek. et Zahn, 1912, Изв. Кавк. музея, 7 : 130; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1304; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 275; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 651. (*H. pilosella×H. longiscapum*).

Тип: «Верхняя Сванетия. Сев. склон пер. Абакура (общ. Чубихеви), 4000—7000′, смешанный лес, 18 VII 1911, А. Б. Шелковников» (TBM!, iso. — LE!)

В горных лесах, 1200—2100 м над ур. м.

Распространение. ЗЗ: Инг.-Рион. Эндемик.

6. *H.×bifurcum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 251; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1381; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 277; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 376. — *H. alticaule* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 537. — *H. frickii* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 431. — *H. longipes* (C. Koch ex Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 431. — *H. szovitsii* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 433. — *H. vindobonae* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 431. — *Pilosella echioides×officinarum* : P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 761. (*Hieracium pilosella×H. echioides*).

Тип: «ex Tauria» (LE!).

В среднем горном поясе на лугах, по опушкам леса.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Нах.

Ц., Ю., В. Европа, юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

7. *H. piloselloides* Vill. 1779, Prosp. Pl. Dauph. 34; Boiss. 1875, Fl. Or. 3 :

863. — *H. glaucescens* Bess. 1809, Prim. Fl. Galic. 2 : 150; Юксип, 1960, Фл. СССР. 30 : 462. — *H. filiferum* Tausch. 1828, Flora, 11, Ergänz. 1 : 59; Юксип, 1960, цит. соч. : 466. — *H. hispidissimum* Rehm. 1873, Österr. Bot. Zeitschr. 153; Юксип, 1960, цит. соч. : 459. — *H. rojowskii* Rech. 1897, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 47 : 288; Юксип, 1960, цит. соч. : 452. — *H. armeniacum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч.: 465. — *H. arvorum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 458. — *H. branae* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 464. — *H. cymanthodes* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 457. — *H. cymarthum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 456. — *H. fastigiatum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 453. — *H. heotinum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 462. — *H. hopense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 528; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 464. — *H. marginale* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 468. — *H. megalomastix* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 465. — *H. pseudauriculoides* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 471. — *H. rubrobauhinii* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 460. — *H. schemachense* Juxip, 1960, цит. соч. : 467. — *H. stauropolitanum* Juxip, 1960, цит. соч. : 457. — *H. substoloniferum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 467. — *Pilosella piloselloides* (Vill.) Sojak, 1971, Preslia, 43 : 185; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 753. — *Hieracium besseranum* auct. non Sprengel : Juxip, 1960, цит. соч. : 461.

Описан из Дофине (Франция).

До среднего горного пояса на сухих лугах и по опушкам.

Распространение. По-видимому, во всех районах.

Атл., Ц., Ю., В. Европа, юго-зап. Азия (сев., сев.-зап. Турция, сев. Иран, Ливан, Сирия).

8. *H.×leptophyton* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 642; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1460; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 279; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 533. — ?*H. psilobrachiatum* Čel. 1881, Prodr. Fl. Böhm. 4 : 787; Юксип, 1960, цит. соч. : 537. — *H. bauhiniflorum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 532. — *H. discolor* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 532. — *H. kolenatii* (Naeg. et Peter.) Juxip, 1960, цит. соч. : 502. — *H. lenkoranense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 529; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 535. — *H. microbauhinii* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 530. — *H. nalczikense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 530; id., 1960, Фл. СССР, 30 : 536. — *H. purpureibracteum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 540. — *H. purpureovittatum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 540. — *H. psilobrachion* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 534. — *H. subbauhiniflorum* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 531. — *Pilosella officinarum×piloselloides* : P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 762. (*Hieracium pilosella×H. piloselloides*).

Описан из Венгрии.

До среднего горного пояса по сухим, травянистым склонам.

Распространение. Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.

Ц., юго-вост., В. Европа, юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

9. *H.×auriculoides* A. F. Lang, 1824, Syll. Pl. Nov. Ratisb. 1 : 183; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1515; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 279. — *H. sarmentosum* Froel. 1838, in DC., Prodr. 7 : 202; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 497. — *H. calodon* Tausch. ex Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 742. — *H. pannonicum* Naeg. et Peter. subsp. *auriculoides* (Lang) Naeg. et Peter, 1885, цит. соч. : 751. — *H. adjarianum* Peter, 1898, Nachr. Ges. Wiss. Götting. 1 : 21; Юксип, 1960, цит. соч. : 496. — *H. latpariense* Peter, 1898, l. c. : 21; Юксип, 1960, цит. соч. : 492. — *H. amaurobasis* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 495. — *H. arvense* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 492. — *H. basileucum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 493. — *H. calodontopsis* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 485. — *H. echiocephalum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960,

цит. соч. : 494. — *H. echiogenes* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 487. — *H. haematoglosum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 487. — *H. lasiophorum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 488. — *H. longisetum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 488. — *H. macroradium* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 500. — *H. mirum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 495. — *H. pareyssianum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 498. — *H. perasperum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 482. — *H. rubropannonicum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 486. — *H. sabiniceps* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 499. — *H. semipraecox* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 492. — *H. sublasiophorum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 496. — *H. submirum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 497. — *H. subumbelliforme* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 501. — *H. tanythrix* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 500. — *H. teberdaefontis* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 491. — *H. thracicum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 498. — *Pilosella*×*auriculoides* (A. F. Lang) Sell et West, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 432 p. p. excl. syn. *Hieracium procerigenum*; iid. 1975, Fl. Turk. 5 : 758 p. p. excl. syn. *H. procerigenum*. — *H. asperrimum* auct. non Schur : Juxip, 1960, цит. соч. : 491. (*Hieracium piloselloides*× *H. echioides*).

Описан из Чехословакии (Богемия).

В среднем и субальпийском поясах по опушкам лесов, по травянистым и каменистым склонам.

Распространение. По-видимому, во всех районах.

Ц. и юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (Турция).

10. *H.*×*procerigenum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 192; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1151; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 280; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 478; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 177. — *Pilosella*×*auriculoides* (A. F. Lang) Sell et West, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. 33 : 432, p. p. quod syn. *Hieracium procerigenum*, excl. typo; iid. 1975, Fl. Turk. 5 : 758, p. p. quod syn. *H. procerigenum*, excl. typo. (*H. procerum*×*H. piloselloides*).

Тип: «Caucasus. Prov. Terek. In cacumine m. Beschtau prope Pjatigorsk. 27 VI 1906. D. I. Litwinow» (LE!).

Средний горный пояс, по травянистым склонам.

Распространение. ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: В. Сулак, Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Иорск.-Шек., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Занг.

Юго-зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

11. *H.*×*incaniforme* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 3 : 193; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1530; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 280; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 478. — *Pilosella*×*sintenisii* (Freyn) Sojak, 1971, Folia Geobot. et Phytotax. 6 : 219; P. D. Sell a. C. West. 1975, Fl. Turk. 5 : 754 p. p. (*Hieracium verruculatum*×*H. piloselloides*).

Тип: «Caucasus, prov. Kuban: in pineto vallis fl. Teberda, 1260 m. D. I. Litwinow» (LE!).

В среднем горном поясе, по опушкам лесов.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Сев., Дар., Мегр.-Занг.

Юго-зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

12. *H. cymosum* L. 1763, Sp. Pl., ed. 2: 1126; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 401; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1151; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 274; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 549; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 372. — *Pilosella cymosa* (L.) C. H. et F. W. Schultz, 1862, Flora, 45 : 431; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 754.

Описан из Швеции.

По опушкам леса и травянистым склонам до среднего горного пояса.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк. Очень редко.

Атл., Ц., Ю., В., С. Европа, З. и В. Сибирь, юго-зап. Азия (сев. Турция).

А. Я. Юксип (1960) отмечает, что данный вид ранее указывался ошибочно для Кавказа, однако в LE имеются экземпляры с Кавказа, определенные им же, которые соответствуют диагнозу *H. cymosum* L.

13. *H.* ×*zizianum* Tausch, 1828, Flora. 11, Erganz. 1 : 62; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 718; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1490; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 508; P. D. Sell a. C. West. 1976, Fl. Europ. 4 : 373. — *Pilosella cymosa*×*piloselloides*: P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 761. (*Hieracium cymosum*×*H. piloselloides*).

Тип: «in saxosis Palatinatus, Ziz» (?).

По сухим разнотравным лугам до среднего горного пояса, очень редко.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Ц. и Ю. Европа, юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

14. *H.*×*fallax* Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Berol. : 822; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 516; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1389; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 278; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 423; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 372. — *H. sachokianum* Kem.-Nath. 1952, Фл. Грузии, 8 : 755. — *H. durisetum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 422. — *Pilosella*×*fallax* (Willd.) Arvet-Touvet, 1880, Bull. Soc. Dauph. Ech. Pl. 7 : 282; P. D. Sell a. C. West. 1975, Fl. Turk. 5 : 755. (*Hieracium cymosum*×*H. echioides*).

Описан по экземпляру неизвестного происхождения, культивировавшемуся в Берлине.

По каменистым склонам в лесном поясе.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Занг.

Ц. и юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (сев. и вост. Турция).

15. *H. caespitosum* Dumort. 1827, Fl. Belg. 62; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 373. — *H. pratense* Tausch, 1828, Flora, 11, Ergänz. 1 : 56; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 596. — *Pilosella caespitosa* (Dum.) P. D. Sell et C. West, 1967, Watsonia, 6 : 314; iid. 1975, Fl. Turk. 5 : 756.

Описан из Бельгии.

По каменистым склонам, среди редколесий.

Распространение. ЮЗ: Нах.

Ранее для Кавказа не указывался. В LE имеются экземпляры из с. Анабад (НахАССР), которые относятся к данному виду, собранные в 1947 г. А. Гроссгеймом, И. Ильинской и М. Кирпичниковым.

16. *H.*×*flagellare* Willd. 1814, Enum. Pl. Horti Berol. Suppl. 54; Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 378; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1278; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 643; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 369. (*H. caespitosum*×*H. pilosella*).

Описан из Силезии.

По лугам и опушкам лесов в среднем горном поясе. Редко.

Распространение. ЦК: Малк.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Ц. Европа.

17. *H.*×*longiscapum* Boiss. et Kotschy, 1859, Iter Cilic.-Kurd., Suppl., n° 636; Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur, 1 : 395; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1295; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 275; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 603. — *H. levieri* Peter, 1898, Nachr. Ges. Wiss. Gotting. 1 : 18; Zahn, 1923, l. c. : 1303; Юксип, 1960, цит. соч. : 650. — *Pilosella caespitosa*×*hoppeana*: P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 760. (*Hieracium caespitosum*×*H. hoppeanum*).

Тип: «Ad Alischeri Chan inter Trapezund et Baiburt, alt. 6200′. Die 28 Julii. Boiss. et Kotschy» (G!).

На альпийских и субальпийских лугах.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк.; ЗЗ: Адж.; ЦК: Карт.-Ю. Ос.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

18. *H. echioides* Lumn. 1791, Fl. Poson. 348; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 484; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1368; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 276; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 418; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 375. — *H. asiaticum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 419. — *H. macrocymum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 416. — *Pilosella echioides* (Lumn.) C. H. et F. W. Schultz, 1862, Flora, 45 : 431; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 756.

Тип: (Чехословакия) «in lapidosis inter vineas supra Theben, Julio» (?).

До среднего горного пояса, по травянистым и каменистым склонам, опушкам сухих лесов.

Распространение. ВП: Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.

Ц. и юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (сев. и вост. Турция, сев. Иран), Ср. и Ц. Азия.

19. *H. procerum* Fries, 1848, Symb. Hist. Hier. 43; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 488; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1371; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 276; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 409; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 174. — *H. macrochaetium* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 406. — *Pilosella echioides* Lumn. subsp. *procera* (Fries) P. D. Sell et C. West, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 432, p. p. excl. syn. *Hieracium caucasicum*; iid. 1975, Fl. Turk. 5 : 756, p. p. excl. syn. *H. caucasicum*.

Синтипы: «ad montem Sarjal in terris caucasicis; ad pedem montium in Oriente, Tournefort» (?).

На сухих склонах и в кустарниках до среднего горного пояса.

Распространение. ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах.

Юго-зап. (Турция, Ливан, Иран, Афганистан), Ср. и Ц. Азия.

20. *H.×macrotrichum* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. 1, 4 : 29; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 478; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1378; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 277; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 375; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 177. — *H. balansae* Boiss. 1859, Diagn. Pl. Or. Nov. 2, 6 : 119; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 409. — *H. euxinum* B. Fedtsch. et Nevsky, 1933, Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1 : 210; Гроссг. 1934, цит. соч. : 276. — *Pilosella×macrotricha* (Boiss.) C. H. et F. W. Schultz, 1862, Flora, 45 : 426; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 757. (*Hieracium procerum×H. hoppeanum*).

Синтипы: (Турция) «in sterilibus montium Lydiae, Coracis ad occasum Smyrnae, Tmoli supra Philadelphiam et supra Sardes, Junio, 1842, Boissier» (G?).

По сухим склонам до среднего горного пояса.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Лори; ЮЗ: Сев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Занг.

Юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (Турция, Иран).

21. *H. caucasicum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 490; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1370; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 277; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 403; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 174. — *H. hohenackeri* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч. : 403. — *Pilosella echioides* subsp. *procera* (Fries) P. D. Sell et C. West, 1975, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33 : 432, p. p. quoad

syn. *Hieracium caucasicum*, excl. typo; iid. 1975, Fl. Turk. 5 : 756, p. p. quoad syn. *H. caucasicum*, excl. typo.

Описан с Кавказа.

На сухих склонах и в кустарниках до среднего горного пояса.

Распространение. ЗК: Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Дар., Мегр.-Занг.

Юго-зап. Азия (Турция, сев. Иран).

22. *H.×schelkownikowii* Zahn, 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 21 : 6; id. 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1386; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 277; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 404. (*H. caucasicum×H. pilosella*).

Тип: «Зувант, Ленкоранский уезд, г. Кыз-Юрды, 8000′, 24 VII 1906, А. Б. Шелковников» (ТВМ!).

Высокогорные луга.

Распространение. Т.

Эндемик.

23. *H.×maschukense* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 3 : 183; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1372; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 276; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 415; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 175. — *H. woronowianum* Zahn, 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 11 : 13; Juxip, 1960, цит. соч.: 411. — ?*H. buhsei* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, цит. соч.: 411. — *Pilosella maschukensis* (Litw. et Zahn) Sojak, 1971, Folia Geobot. et Phytotax. 6 : 218; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 759. (*Hieracium verruculatum×H. caucasicum*).

Тип: «Caucasus, prov. Terek, in m. Maschuka. D. I. Litwinow» (LE!).

По опушкам лесов и сухим травянистым склонам до среднего горного пояса.

Распространение. ЦК: В. Кум,; ВК: Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Занг., Ю. Караб.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

24. *H. verruculatum* Link, 1822, Enum. Horti Berol. Alt. 2: 287; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitteleur. 1 : 492; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1374; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 275; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 399; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 376; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 176. — *H. incanum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 253 non L. (1753); Naeg. et Peter, 1885, l. c. 1 : 491; Юксип, 1960, цит. соч. : 399. — *H. sosnowskyi* Zahn, 1912, Вест. Тифл. бот. сада, 21 : 5; Юксип, 1960, цит. соч. : 399. — *H. alexandrii* Kem.-Nath. 1952, Фл. Грузии, 8 : 757. — *H. akinfiewii* (Woron. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 399. — *H. farinodermum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 400. — *Pilosella verruculata* (Link) Sojak, 1971, Folia Geobot. et Phytotax. 6 : 218; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 759.

Описан по экземпляру неизвестного происхождения, культивировавшемуся в Берлине.

По горным склонам и опушкам до среднего пояса.

Распространение. ЗК: В. Куб.; ЦК: В. Кум.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах., Занг., Ю. Караб.

Юго-зап. Азия (Турция, сев. и сев.-зап. Иран).

25. *H.×kozlowskyanum* Zahn, 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 29 : 3; id. 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1386; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 277; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 402. — *Pilosella hoppeana×verruculata* : P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 762. (*Hieracium verruculatum×H. hoppeanum*).

Лектотип: «Prov. Tiflis, distr. Gori, loko «Mcheri» ad Bacuriani, Kozlowsky» (?).

В верхней части лесного пояса.

Распространение. ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

26. *H.*×*leptophytomorphum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 3 : 191; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1526; Юксип, 1960, Фл. СССР, 39 : 505. — ?*H. subrubellum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 539. (*H. pilosella*× *H. piloselloides*×*H. echioides*).

Тип: «Дубняк в долине р. Теберды, 1260 м. 25 VI 1905. Д. И. Литвинов» (TBM! iso. — LE!).

В горных дубовых лесах.

Распространение. ЗК: В. Куб.

Эндемик.

27. *H.*×*pannoniciforme* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 3 : 191; Zahn, 1923, Pflanzenreich, 82, 4, 280 : 1530; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 280; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 480. — *H. cymiramum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 479. — *H. fominianum* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 480. — *H. sabiniforme* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 481. — *Pilosella echioides*×*piloselloides*×*verruculata*: P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 761. (*Hieracium echioides*×*H. piloselloides*×*H. verruculatum*).

Тип: «Caucasus, prov. Kuban, in pineto vallis fl. Teberda, 1260 m. D. I. Litwinow» (LE!).

По лугам и опушкам в среднем горном поясе.

Распространение. ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ВК: Кубин.; ЗЗ : Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Сев., Дар.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Из состава кавказских видов исключены *H. stupposipilum* (Woronow et Zahn) Juxip и *H. rothianum* Wallr., так как они указывались для территорий, ныне не входящих в СССР. *H. matrense* (Naeg. et Peter) Juxip ошибочно указывался для Западного Закавказья, в действительности встречается только в б. Артвинском округе (Турция).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку: Изд-во Аз. Отд. Зак. Фил. АН СССР, 1934. Т. 4. 344 с. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. С. 117—142. — *Юксип А. Я.* Род *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 30. 730 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 I 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (—925.16) (—17)

Е. В. Чечёткин

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ И РЕДКИХ ДЛЯ СЕВЕРНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ ВИДАХ РАСТЕНИЙ

E. V. CZECZJOTKIN. ON SOME PLANT SPECIES NEW AND RARE FOR THE NORTHERN BAIKAL REGION

Сообщаются сведения о 4 новых и 14 редких для Северного Забайкалья видах растений.

Флористические исследования в Витимском государственном заповеднике (ВГЗ), расположенном в юго-восточной части Бодайбинского р-на Иркутской обл., позволили выявить ряд новых для Северного Забайкалья видов, а также ранее неизвестные местонахождения редких растений.

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. Бореальный циркумполярный вид. К северо-востоку от Байкала редок. Имеются лишь единичные указания на произрастание вида в верховье Верхнеангарской долины (Иванова, 1978; Иванова, Чепурнов, 1983) и южных районах Якутской АССР (Красная книга. . ., 1987). Наша находка дополняет сведения о распространении страусника обыкновенного на севере Забайкалья.

Оз. Орон, в тенистом березняке между р. Витим и устьем ручья Лабазного, 22 VII 1984, № 105.[1]

Botrychium boreale Milde. Гипарктомонтанный циркумполярный вид. В Забайкалье весьма редок. В литературе приводятся сведения о встречаемости на Байкало-Патомском нагорье в районе г. Бодайбо; в Бурятской АССР по рекам Горбылок-Муйский, Мудирикан, ключу Кудалкан; в Читинской обл. в истоках р. Кумыл (Флора . . ., 1979; Редкие . . ., 1980; Иванова, 1981; Иванова, Чепурнов, 1983). Ниже указывается еще одно местопроизрастание гроздовника на севере Забайкалья.

Левый берег р. Витим напротив кордона Амалык, на лугу, 17 IX 1986, № 487.

B. lanceolatum (S. G. Gmelin) Ångstr. Бореальный циркумполярный вид. В Сибири очень редок. Встречается в Томской обл. близ дер. Жуковской; в Красноярском крае в устье р. Нижняя Тунгуска и в долине р. Казыр; в Баргузинском р-не Бурятской АССР на р. Большой и в Мамско-Чуйском р-не Иркутской обл. (Иванова, 1979; Редкие . . ., 1980). В районе ВГЗ находится самое восточное в Сибири из известных местообитаний гроздовника ланцетного.

Левый берег р. Витим напротив кордона Амалык, на лугу, 17 IX 1986, № 488.

Equisetum hyemale L. Бореальный циркумполярный вид. В северо-восточном Забайкалье ранее был известен только из Верхнеангарской долины (Иванова,

---

[1] Этот и все нижеуказанные образцы собраны Е. В. Чечёткиным, М. Д. Барышниковой, С. В. Ивановой на территории Витимского государственного заповедника и в его окрестностях.

Чепурнов, 1983). Сбор из ВЗГ дополняет сведения о произрастании хвоща зимующего в регионе.

Устье р. Амалык, в березняке багульниково-бруснично-зеленомошном, 21 VI 1963, № 253.

Glyceria spiculosa (Fr. Schmidt) Roshev. Бореальный маньчжуро-даурский вид. В Центральной Сибири основная область распространения вида находится в южной части Забайкалья; севернее известен только из Муйско-Куандинской котловины (сел. Баргалино) (Флора . . ., 1979; Иванова, Чепурнов, 1983). В ВГЗ расположено самое северное из известных в Забайкалье местопроизрастаний манника колоскового.

Оз. Малое Голубцовское, по берегу в воде, 29 VIII 1984, № 146.

Carex disperma Dew. Бореальный циркумполярный вид. В Забайкалье встречается единично. Самое северное местонахождение осоки двусемянной известно на хр. Удокан в долине р. Чукчуду (Флора . . ., 1979; Иванова, Чепурнов, 1983). Ниже приводятся еще две находки в регионе.

Оз. Орон, в березняке разнотравно-хвощевом, 2 VII 1983, № 206; остров на р. Витим близ оз. Орон, в смешанном хвощевом лесу, 23 VI 1986, № 14.

C. gynocrates Wormsk. Бореальный американо-азиатский вид. Западная граница распространения вида проходит по правобережью р. Витим. Сборы из этой части ареала малочисленны: окр. г. Бодайбо и Чарская долина (Флора . . ., 1979; Иванова, 1981). Приводим еще одну находку.

Оз. Окуневое, на сфагновом болоте по берегу озера, 22 VI 1983, № 174.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze. Бореальный евразиатский вид. В Центральной Сибири очень редок. Встречается на Восточном Саяне (сел. Култук), Хамар-Дабане (реки Медлянка и Снежная), а также в долинах рек Киренга, Верхняя Ангара и Шилка (Флора . . ., 1979). Для Северного Забайкалья приводится впервые.

Кордон Амалык, на сфагновом болоте, 26 VIII 1986, № 459; Журавлиное болото, на сфагновой кочке, 29 VIII 1986, № 402.

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó. Бореальный евросибирский вид. В Центральной Сибири растет на Средне-Сибирском плоскогорье, Восточном Саяне, Байкале, в юго-западных районах Забайкалья. На севере Забайкалья известен лишь из Верхнеангарской долины (Иванова, 1978; Флора . . ., 1979). Приводим еще одно местопроизрастание пальчатокоренника Фукса на севере региона.

Верховье ручья Лабазного, по берегу, 1200 м над ур. м., 23 VII 1985, № 200.

Pulsatilla ajanensis Regel et Til. Альпийский южноохотский вид, распространенный в Охотии, Приморском крае, Амурской обл., южных районах Якутской АССР. На запад доходит до р. Витим, где изредка встречается на реках Самокут, Таногда, Апсат, Кемен, Читканда, на горе Токко, а также в районе г. Бодайбо (Малышев, Пешкова, 1979; Флора . . ., 1979; Иванова, 1981; Красная книга . . ., 1987). Приводим еще один сбор с западной границы ареала.

Верховье Никишкина ключа, в березняке (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.) зеленомошном, 1400 м над ур. м., 7 VII 1985, № 104.

Thalictrum contortum L. Пребореальный маньчжуро-даурский вид. Распространен на Дальнем Востоке, юге и востоке Якутской АССР, а также в южной и центральной частях Забайкалья (Определитель . . ., 1974; Флора . . ., 1979; Ворошилов, 1982). Сборы из ВГЗ в какой-то мере восполняют пробел наших знаний о встречаемости василистника скрученного на севере Забайкалья.

Кордон Амалык, на лугу, 8 VII 1983; оз. Орон, в березняке разнотравно-хвощевом, 2 VII 1983, № 480; Оронское лесничество, берег р. Витим близ Голубцовских озер, на лугу, 10 VII 1983, № 481.

Barbarea stricta Andrz. Бореальный евразиатский вид. В Центральной Сибири известен со Средне-Сибирского плоскогорья, Восточного Саяна, северо-восточного побережья оз. Байкал, а также как заносное с Яблоневого хребта (Флора . . ., 1979). Цитируемые ниже находки занимают промежуточное положение между перечисленными районами и Якутской АССР, где этот вид имеет довольно широкое распространение (Определитель . . ., 1974). Для Северного Забайкалья приводится впервые.

Кордон Орон, на сыром лугу, 30 VI 1983, № 117; урочище Канаковка, остров на р. Витим, в заболоченном лесу, 23 VII 1985, № 153.

Draba sibirica (Pall.) Thell. Бореальный евразиатский вид. В Центральной Сибири встречается на Средне-Сибирском плоскогорье, Восточном Саяне, юго-западном берегу оз. Байкал. Восточнее известен только на Байкало-Патомском нагорье в районе г. Бодайбо (Иванова, 1981). Приводим еще одно местонахождение из Забайкалья.

Кордон Амалык, на лугу, 24 VI 1983, № 119.

Potentilla multifida L. Степной циркумполярный вид. В Центральной Сибири распространение этого вида приурочено к южным районам. Восточнее Байкала наиболее северные находки расположены в Еравнинском р-не Бурятской АССР (Флора . . ., 1979). Для Северного Забайкалья приводится впервые.

Кордон Орон, на лугу, 30 VI 1983, № 522.

Oxytropis kodarensis Jurtz. et Malysch. Альпийский эндемичный вид. Ранее был известен только на южном макросклоне хр. Кодар: реки Апсат, Нижний и Средний Сакукан, Девочанды, оз. Малое Леприндо (Редкие . . ., 1980), указывался также для окрестностей с. Неляты (Иванова, Чепурнов, 1983). Сбор из ВГЗ — первый на северном макросклоне Кодара. Новый вид для Иркутской обл.

Р. Левая Сыгыкта, верховье ключа Кондрашка, на щебнистом склоне, 1300 м над ур. м., 16 VIII 1986, № 355.

Angelica dahurica (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. fil. ex Franch. et Savat. Пребореальный маньчжуро-даурский вид. Основная область распространения этого вида находится на Дальнем Востоке и в Южном Забайкалье. Севернее редок. Отмечен только в устье р. Муя и окр. г. Бодайбо (Флора . . ., 1979; Иванова, 1981). Приводим еще одно местонахождение дудника даурского.

Кордон Орон, на сыром лугу, 5 VIII 1983, № 1.

Pedicularis wlassowiana Stev. Бореальный даурский вид. Эндемик Центральной Сибири. Растет в южных районах Забайкалья. Ближайшие к ВГЗ сборы сделаны в среднем течении р. Витим в истоках р. Тулдунь (Флора. . ., 1979). Наша находка — самая северная из известных в настоящее время. Для Северного Забайкалья приводится впервые.

Кордон Орон, на закустаренном осоковом болоте со слабопроточным увлажнением, 30 VI 1986, № 39.

Senecio cannabifolius Less. Бореальный охотский вид. Растет на Дальнем Востоке, юге Якутской АССР и Забайкалья. В Центральной Сибири наиболее северные места произрастания находятся в Муйско-Куандинской котловине: р. Парама, с. Догопчан (Флора . . ., 1979; Иванова, Чепурнов, 1983). В ВГЗ крестовник коноплеволистный растет почти на 150 км севернее.

Урочище Канаковка, на лугу, 1 VII 1983, № 17.

Перечисленные выше сборы хранятся в Гербарии ВГЗ, дубликаты — в Гербарии им. М. Г. Попова (г. Новосибирск).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Иванова М. М.* Флора Верхнеангарской долины // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 174—242. — *Иванова М. М.* Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамсо-Чуйский район) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1168—1174. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 447—455. — *Иванова М. М.*, *Чепурнов А. А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 224 с. — *Красная* книга Якутской АССР. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с. — *Малышев Л. И.*, *Пешкова Г. А.* Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 172 с. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука,

1974. 544 с. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Флора* Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1—2. 1048 с.

Витимский государственный заповедник,
г. Бодайбо Иркутской обл.

Получено 4 XI 1988.

УДК 581.9(571.642) Бот. журн., 1989 г., т. 74, №

И. Б. Вышин, В. Ю. Баркалов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВА САХАЛИН ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

I. B. VYSCHIN, V. Yu. BARKALOV.
NEW AND RARE FOR THE SAKHALIN ISLAND SPECIES OF VASCULAR PLANTS

Приводятся местонахождения 30 новых и 13 редких для флоры о-ва Сахалин видов сосудистых растений, собранных главным образом в подгольцовом поясе Набильского хребта (Восточно-Сахалинские горы), и 1 вид — *Tussilago farfara* — в г. Южно-Сахалинске.

Для познания высокогорных флор (ВФ) о-ва Сахалин решающее значение должно иметь изучение флоры Восточно-Сахалинского хребта и прежде всего его наиболее высокой части, далеко превосходящей своими высотами другие горы Сахалина (Толмачев, 1950). Руководствуясь этой точкой зрения, участники ботанического отряда Биолого-почвенного института ДВО АН СССР, в состав которого кроме авторов входил А. Н. Луферов (1-й Московский государственный медицинский институт), предприняли инвентаризацию ВФ Набильского хребта как самого высокого горного узла Восточно-Сахалинских гор, имеющего наибольшие площади, занятые высокогорными формациями, и пестрый спектр экотопов. С этой целью в июле—августе 1988 г. было обследовано 3 конкретные флоры (КФ): 1-я — горный массив (гора Водораздельная (1428.7 м над ур. м.) — гора Невельского (1397.8 м)), 17—22 VII (228 видов); 2-я — гора Балаган (1471.9 м), 23—27 VII (250 видов); 3-я — гора Лопатина (1609 м), 28 VII—2 VIII (197 видов).

В результате проведенных исследований для ВФ Набильского хребта выявлено 326 видов, в том числе 30 видов новых для флоры Сахалина и 13 — редких на острове. В группу редких нами отнесены виды, известные ранее только для юга Сахалина или из 1—2 пунктов, т. е. довольно редкие в островной флоре. Даем перечень (по системе Энглера) не указанных ранее в литературе (Определитель . . ., 1974; Ворошилов, 1982, 1985; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1985, 1987, 1988, и др.), а также редких для о-ва Сахалин видов сосудистых растений, названия видов даются главным образом по С. К. Черепанову (1981). После латинского названия вида в скобках указан номер конкретной флоры. Кроме того, приводится экология, встречаемость, а также известные по литературе местонахождения видов из сопредельных с Сахалином территорий.

Папоротники определены Н. Н. Цвелевым, определения злаков уточнены Н. С. Пробатовой, осок — А. Е. Кожевниковым, ив — В. А. Недолужко — авторами обработок этих групп растений для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», за что выражаем им благодарность. Гербарный материал хранится в Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР (VLA), дублеты частично переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

В тексте приняты следующие сокращения: ПП — подгольцовый пояс, БкП — пояс каменноберезников, ЛП — лесной пояс.

Новые виды для флоры о-ва Сахалин

Cystopteris dickeana R. Sim (2). Подножье известняковой скалы в ПП у истоков ручья, среди крупноглыбистой каменной осыпи, довольно часто. Охотия (Харкевич и др., 1983).

Rhizomatopteris montana (Lam.) Khokhr. (2). Верхняя часть БкП, известняковый склон, у выходов скал, часто. Восточный Амур (Ворошилов, 1982).

Athyrium americanum Maxon (1—3). На нивальных лужайках, по берегам ручьев в ПП и БкП, крупными группами, один из наиболее распространенных видов ВФ Набильского хребта. Северные Курилы (о-в Парамушир) (Баркалов, 1980).

Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl (2). Расщелины известняковых скал в ПП, очень редко. Восточный Амур (Ворошилов, 1985).

Ptilagrostis alpina (Fr. Schmidt) Sipl. (1). На луговинах у скал и на их уступах в ПП, изредка небольшими группами. Северный Сихотэ-Алинь (Пробатова, 1985).

Poa leptocoma Trin. (3). На влажных скалах в верховье ручья Лопатина, в БкП, часто. Охотия (р. Армань), Камчатка (Пробатова, 1985).

P. shumushuensis Ohwi (1—3). На влажных скалах, нивальных лужайках, по тальвегам ручьев в ПП, довольно часто. Северные Курилы (Пробатова, 1985).

Carex eleusinoides Turcz. ex Kunth (1, 3). В верхней части БкП, вдоль ручьев, местами часто. Указывался для всех районов СДВ, кроме Командорских островов и о-ва Сахалин (Кожевников, 1988).

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. (2). На щебнистом известняковом склоне в ПП, часто. Хр. Дуссе-Алинь (Шлотгауэр, 1986).

C. glacialis Mackenz. (2). На уступах и в расщелинах известняковых скал в ПП. Наиболее массовый вид осоки. Охотия (Кожевников, 1988).

C. macrogyna Turcz. ex Steud. (2). На уступах известняковых скал в ПП, довольно часто. Приводился только для Колымского, Охотского (юг) и Алданского флористических районов (Кожевников, 1988).

C. media R. Br. (1). На сыром склоне у ручья в ЛП. Нижний Амур (Кожевников, 1988).

C. rupestris All. (1). У скал в ПП, изредка. Нижний Амур (Кожевников, 1988).

C. stylosa C. A. Mey. (3). Осоково-разнотравные луговины на плато среди зарослей кедрового стланика в ПП, часто. Курильские острова (Кожевников, 1988).

Salix jenisseensis (Fr. Schmidt) B. Floder. (2). Среди зарослей кедрового стланика на склоне под известняковыми скалами в ПП, редко. Ранее был известен только с материковой части ДВ — изолированные местонахождения в районе Аяна, на Верхней Зее, а также в горах северной части п-ова Корея (Скворцов, 1968).

S. hastata L. (2). Среди замшелых зарослей кедрового стланика и ольховника, в понижениях в ПП и БкП, довольно часто, высокий кустарник. Восточный Амур (Скворцов, 1968).

S. reticulata L. (2). Массово на нивальных лужайках у подножия известняковых скал в ПП. Охотия (Скворцов, 1968).

Впервые о находке *S. reticulata* на гольцах Набильского хребта сообщалось Н. Е. Кабановым (1937). А. К. Скворцов (1968) в монографии по роду *Salix* не дает ссылки на эту работу, а лишь отмечает: «Указание А. И. Толмачева (1956) о нахождении этого вида на гольцах Восточно-Сахалинского хребта очень сомнительно» (с. 117). Поскольку указания о произрастании вида на о-ве Сахалин в более поздних работах (Определитель . . ., 1974; Ворошилов, 1982, 1985, и др.) отсутствуют, считаем целесообразным сообщить о находке *S. reticulata* повторно.

Stellaria longipes Goldie (1, 3). Северные скальные отроги вершин, на мху среди камней в верховье ручьев, в трещинах скал в ПП, редко. Северный Сихотэ-Алинь (Ворошилов, 1982).

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. (2). Нивальные лужайки на известняковом склоне в ПП, изредка. Восточный Амур (Ворошилов, 1985).

Silene acaulis (L.) Jacq. (2). На мелкощебнистом известняковом склоне с отдельными крупными глыбами в ПП, изредка. Указывался для п-ова Камчатка и Командорских островов (Ворошилов, 1982); самое южное местонахождение на СДВ в бассейне р. Уян — притока Учура (Шлотгауэр, 1986).

Ranunculus sulphureus C. J. Phipps (3). Истоки ручья Лопатина, на берегу, в ПП, изредка. Север Охотии (Ворошилов, 1982).

Saxifraga hyperborea R. Br. (*S. rivularis* auct.) (1—3). На берегу озера и по руслам ручьев в их истоках, на сырых скалах в ПП и БкП. Южный Амур (Баджальский хребет), Охотия (Ворошилов, 1982).

Этот вид указывался для флоры Сахалина в «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974), но В. Н. Ворошиловым (1982, 1985) не отмечен для этого района.

S. purpurascens Kom. (2). В расщелинах влажных скал в ПП, изредка. Камчатка и Курильские острова (Сипливинский, 1976).

Potentilla elegans Cham. et Schlecht. (3). По скалистым склонам северной экспозиции в верхней трети горы в ПП, довольно часто. Северный Сихотэ-Алинь (Ворошилов, 1982).

Astragalus frigidus (L.) A. Gray (1, 2). На карбонатных и некарбонатных каменисто-щебнистых склонах в верховьях ручьев, в ПП, реже в БкП, местами (КФ2) довольно часто. Охотия (Павлова, 1979).

Этот вид указывался для флоры Сахалина в «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974), но в более поздних сводках (Павлова, 1979; Ворошилов, 1982, 1985) не отмечен.

Epilobium anagallidifolium Lam. (3). В истоках ручья в ПП, очень часто. Камчатка (Ворошилов, 1982).

Erigeron komarovii Botsch. (1, 2). На разнотравных луговинах, подстилаемых известняками, у скал в ПП, часто. Реже (КФ1) на некарбонатных породах, в привершинной части у подножия скал, небольшими группами. Охотия (Ворошилов, 1982).

Dendranthema mongolicum (Ling) Tzvel. (2). На известняковых скалах и осыпях под ними, в ПП, довольно часто. Восточный Амур и Охотия (Ворошилов, 1982).

Tussilago farfara L. Г. Южно-Сахалинск, на пустырях, нередко вдоль тротуара и на газонах, 14 VII 1988, заносное. Ранее в качестве заносного отмечался для окрестностей Владивостока (ст. Океанская) (Ворошилов, 1982).

Taraxacum dilutum Dahlst. (1—3). По каменистым склонам в верховье ручьев и на скалистых обнажениях в ПП и БкП, часто. А. И. Толмачевым (1950) этот вид указывался для г. Лопатина под названием *T. trigonolobum* Dahlst. Камчатка (Ворошилов, 1982).

Редкие виды во флоре о-ва Сахалин

Woodsia glabella R. Br. (2). В трещинах и расщелинах известняковых скал в ПП, довольно часто. Ранее был известен только с юга Сахалина (по устному сообщению Н. Н. Цвелева).

Asplenium viride Huds. (2). Среди крупных камней известняка, на каменистой россыпи у подножия известнякового массива в ПП, изредка. Редкий для Сахалина вид, ранее был известен только из двух пунктов (Черняева, Егорова, 1968; Харкевич, Качура, 1981).

Poa alpigena (Blytt) Lindm. (1, 2). Вдоль ручья по известняковому склону в БкП, часто; несколько реже по берегу ручья, не подстилаемого карбонатными породами. Наши местонахождения вида самые южные из двух ранее известных на Сахалине (Пробатова, 1985).

Carex tripartita All. (1—3). Нивальные лужайки, тальвеги ручьев в ПП. Один из самых распространенных видов осоки ВФ Набильского хребта. Указывался только для одного пункта (Кожевников, 1988).

Salix saxatilis Turcz. ex Ledeb. (1—3). Каменистые россыпи в ПП, в том числе и на известняках, часто. Один из наиболее распространенных и массовых видов ивы в ВФ Набильского хребта, ранее указывался как редкий вид для Северного Сахалина (Скворцов, 1968).

Stellaria umbellata Turcz. ex Kar. et Kir. (2, 3). У подножия известняковой осыпи (КФ 2), по краю небольшого водоема в ПП, редко. Указывался только для г. Лопатина (Нечаев, 1985), где собран также и нами.

Diphylleia grayi Fr. Schmidt (1, 3). Среди разнотравья по ручьям в БкП, изредка. Редкий вид, указан для Северного Сахалина только из одной точки (Харкевич, Качура, 1981).

Rubus pedatus Smith (1—3). Обычен в зарослях кедрового стланика в ПП. Указывался для Южного Сахалина (Ворошилов, 1982).

Astragalus shinanensis Ohwi (2). Щебнистый склон у известняковых скал на границе ПП и БкП, в одном месте массово. Редкий во флоре о-ва Сахалин вид, указанный только для средней части острова (Черняева, Егорова, 1968; Павлова, 1979).

Rhododendron adamsii Rehd. (2). На уступах известняковых скал в ПП, изредка. Приводился только для п-ова Шмидта (Эндемичные высокогорные растения Северной Азии, 1974).

Pinguicula villosa L. (1). На моховой «подушке» среди низкорослых зарослей кедрового стланика в ПП, группы. Второе местонахождение вида на Сахалине, первое — в окрестностях пос. Погиби (Нечаев, 1985).

Crepis hokkaidoensis Babc. (2). На уступах известняковых скал и на каменистых осыпях в ПП, часто. Указывался для Южного Сахалина и Южных Курил (Ворошилов, 1982).

Senecio sichotensis Kom. (1—3). Влажные разнотравные лужайки в ПП и БкП, очень часто. Пока известен на Сахалине из немногих местонахождений (Харкевич, Качура, 1981; Нечаев, 1985).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Новые для Курильских островов виды сосудистых растений // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1802—1807. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 674 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200. — *Кабанов Н. Е.* Материалы к флоре Советского Сахалина // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. 1937. Т. 2. С. 801—877. — *Кожевников А. Е.* Род Осока — *Carex* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 229—403. — *Нечаев А. А.* К флоре острова Сахалин // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1985. Вып. 135. С. 36—37. — *Определитель* высших растений Сахалина и Курильских островов / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1974. 372 с. — *Павлова Н. С.* Систематический обзор рода *Astragalus* L. (сем. *Fabaceae* Lindl.) советского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1979. Вып. 27. С. 9—43. — *Пробатова Н. С.* Сем. Мятликовые или Злаки — *Poaceae* Bernh. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89—389. — *Сипливинский В. Н.* Камнеломки (*Saxifraga* L.) секции *Micranthes* (Haw.) D. Don флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. 1976. Т. 13. С. 134—152. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с. — *Толма-*

чев А. И. О высокогорной флоре горы Лопатина (о. Сахалин) // Бот. журн. 1950. Т. 35, № 4. С. 343—354. — *Харкевич С. С., Буч Т. Г., Якубов В. В., Яшенкова Г. Ф.* Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 203—224. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Черняева А. М., Егорова Е. М.* Редкие флористические находки в Восточно-Сахалинских горах // Тр. СахКНИИ СО АН СССР. 1968. Вып. 19. Растения и факторы внешней среды. С. 178—183. — *Шлотгауэр С. Д.* Новые и редкие виды для флоры высокогорий центральной части советского Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 263—270. — *Эндемичные* высокогорные растения Северной Азии / Отв. ред. А. И. Толмачев. Новосибирск: Наука, 1974. 336 с.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 15 XII 1988.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582.5 : 576.312.3 (470.13)

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов, З. Г. Улле

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ УРАЛА (КОМИ АССР)

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV, Z. G. ULLE. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF FLOWERING PLANTS OF THE URALS (THE KOMI AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC)

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L., **2n=36**. Воркутинский р-н, 12 км к западу от пос. Воргашор, окр. шахты Воргашорская, 24 VI 1987, № Ax 1, Лавренко, Улле.[1]

Alliaceae

Allium schoenoprasum L., **2n=16**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 8 VII 1987, № Al 4, Лавренко, Улле.

A. strictum Schrad., **2n=32**. Интинский р-н, Приполярный Урал, правый берег р. Кожим, 18—19 км выше устья р. Лимбеко-Ю, 3 VIII 1984, № Al 3 (S), Лавренко, Прилежаев.

Asteraceae

Achillea nigrescens* (E. Mey.) Rydb., **2n=36.[2] Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 21 VII 1987, № At 39, Лавренко, Улле.

Artemisia borealis Pall., **2n=36**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, левобережье р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 23 VII 1987, № At 40, Лавренко, Улле.

A. norvegica Fries var. norvegica, **2n=18**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правобережье р. Большая Хойла-Ю, 7 км к юго-юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 12 VII 1987, № At 41 (w 6132, 6133), Лавренко, Улле.

A. norvegica Fries var. *uralensis* Rupr., **2n=18**. Там же, 12 VII 1987, № At 41 (w 6128—6130), Лавренко, Улле.

Aster sibiricus L., **2n=18**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 5 км к юго-юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № At 38, Лавренко, Улле.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz., **2n=8**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, 20 км к юго-восток-востоку от впадения р. Большая Хойла-Ю в р. Юнь-Яху, верховья р. Левой Юнь-Яхи, 19 VII 1987, № At 42, Лавренко, Улле.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

[2] Звездочкой отмечены виды, числа хромосом которых впервые определены для территории СССР.

Erigeron politus Fries, **2n=18**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 5 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № At 43, Лавренко, Улле.

Hieracium alpinum L., **2n=27**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 6 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № At 45, Лавренко, Улле.

H. laevigatum Willd. aggr., **2n=27**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 5 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № At 47, Лавренко, Улле.

H. murorum L. aggr., **2n=27**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 5 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № At 46, Лавренко, Улле.

H. nigrescens Willd. aggr., **2n=27**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, водораздел рек Большая Хойла-Ю и Юнь-Яха, 10 км к юго-восток-востоку от устья первой, 22 VII 1987, № At 44, Лавренко, Улле.

Petasites frigidus (L.) Cass., **2n=60**. Воркутинский р-н, 12 км к западу от пос. Воргашор, 24 VI 1987, № At 48, Лавренко, Улле.

P. radiatus (J. F. Gmel.) Toman, **2n=60**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 6 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 3 VII 1987, № At 49, Лавренко, Улле.

Senecio integrifolius (L.) Clairv., **2n=96**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 10 VII 1987, № At 50, Лавренко, Улле.

S. nemorensis L., **2n=40**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 6 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № At 51, Лавренко, Улле.

Taraxacum perfiljevii* Orlova, **2n=32. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 10 VII 1987, № At 52, Лавренко, Улле.

Fabaceae

Lathyrus pratensis L., **2n=14**. Троицко-Печорский р-н, Северный Урал, остров на р. Кисунье, 16—17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 20 II 1986, № Fb 4, Лавренко, Улле.

L. vernus (L.) Bernh., **2n=14**. Троицко-Печорский р-н, Северный Урал, левый берег р. Кисуньи, 16—17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 26 VI 1986, № Fb 2, Лавренко, Улле.

Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., **2n=48. Воркутинский р-н, Полярный Урал, водораздел рек Большая Хойла-Ю и Юнь-Яха, 18 км к юго-востоку от устья первой, 30 VI 1987, № Fb 5, Лавренко, Улле.

Vicia sepium L., **2n=14**. Троицко-Печорский р-н, Северный Урал, остров на р. Кисунье, 16—17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 20 VII 1986, № Fb 3, Лавренко, Улле.

Liliaceae

Lloydia serotina (L.) Reichenb., **2n=24**. Воркутинский р-н, 15 км к юго-востоку от впадения р. Большая Хойла-Ю в р. Юнь-Яху, их водораздел, 30 VI 1987, № Ll 2, Лавренко, Улле.

Polemoniaceae

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult., **2n=18**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 5 VII 1987, № Pm 2, Лавренко, Улле.

P. boreale Adam, **2n=18**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, 20 км к юго-восток-востоку от впадения р. Большая Хойла-Ю в р. Юнь-Яху, верховья р. Левой Юнь-Яхи, 19 VII 1987, № Pm 3, Лавренко, Улле.

P. campanulatum (Th. Fries) Lindb. f., **2n=18**. Троицко-Печорский р-н, Северный Урал, остров на р. Кисунье, 16—17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Уньюю, 29 VI 1986, № Pm 1, Лавренко, Улле.

Primulaceae

Cortusa matthioli L., **2n=24**. Троицко-Печорский р-н, Северный Урал, остров на р. Кисунье, 16—17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Уньюю, 22 VI 1986, № Pr 1, Лавренко, Улле.

Ranunculaceae

Ranunculus gmelinii DC., **2n=16**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правобережье р. Большая Хойла-Ю, 7 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 12 VII 1987, № Rn 255, Лавренко, Улле.

R. lapponicus L., **2n=16**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 7 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 12 VII 1987, № Rn 256, Лавренко, Улле.

R. monophyllus Ovcz., **2n=32**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 5 VII 1987, № Rn 257, Лавренко, Улле.

R. pygmaeus Wahlenb., **2n=16**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 6 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 28 VII 1987, № Rn 258, Лавренко, Улле.

R. sulphureus C. J. Phipps, **2n=64**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, исток р. Левая Юнь-Яха, 24 км к юго-восток-востоку от впадения р. Большая Хойла-Ю в р. Юнь-Яху, 19 VII 1987, № Rn 259, Лавренко, Улле.

Trilliaceae

Paris quadrifolia L., **2n=20**. Троицко-Печорский р-н, Северный Урал, остров на р. Кисунье, 16—17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Уньюю, 1 VII 1986, № Tl 3, Лавренко, Улле.

Институт биологии Коми НЦ УрО АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 21 III 1988.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55

Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Труды по ботанике / Отв. ред. Х. Трасс. — Ученые записки Тартуского гос. ун-та. Вып. 812. Тарту, 1988. 210 с. Т. 500. Ц. 2 р. 70 к.

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). STRUCTURE, COMPOSITION AND DYNAMICS OF BOREAL PLANT COMMUNITIES. SCIENTIFIC NOTES OF THE TARTU STATE UNIVERSITY. 1988

В своем докладе на дискуссии «Что такое фитоценоз» В. Н. Сукачев (1935) при оценке сложившихся направлений фитоценологии за рубежом наряду со швейцарским (Браун-Бланке) и шведским (упсальским) направлениями говорил об оригинальном направлении в Эстонии, которое возглавляет Т. Липпмаа. Более чем за полвека, прошедшего со времени дискуссии, эстонское направление сохранило свое лицо, активно участвуя в жизни всей советской фитоценологии,[1] и, что особенно важно, смогло обеспечить нормальную смену поколений лидеров: при сохранении творческой активности ученых старшего поколения — Х. Х. Трасса, В. В. Мазинга, Т. Э. А. Фрея — четко определились лидеры следующей генерации — Ю. Мартин, К. Кулль, М. Цобель.

Рецензируемый том трудов по ботанике не является каким-то специально подводимым итогом исследований, а представляет как бы рабочее издание, что объясняет известную пестроту обсуждаемых вопросов, которые лежат в сфере интересов эстонских исследователей.

В сборнике 15 статей, в том числе 13 на русском и 2 на английском языках. Соответственно для англоязычных статей публикуются подробные резюме на русском, а для опубликованных на русском — на английском. Сборник включает два раздела. Первый, небольшой по объему, назван «Персоналии» и включил статьи Мазинга «Крупнейший эстонский флорист и этноботаник Густав Вильбасте (Вильберг) — сто лет со дня рождения (1885—1967)» (с. 3—13) и Трасса «Выдающийся эколог и геоботаник (к 100-летию со дня рождения профессора Л. Г. Раменского)» (с. 14—24).

Имя Вильбасте мало известно в широких кругах советских ботаников, так как ученый публиковал основные труды в изданиях на эстонском языке. Ученый внес существенный вклад во флористику (причем намного опередив «динамический бум» ботаники, изучал растительность городов, в особенности адвентивные растения, еще в 20-е годы), геоботанику (Мазинг считает его первым эстонским геоботаником, который дал общую картину растительности Эстонии на уровне формаций), этноботанику (основная монография ученого по этой проблеме «Народные названия растений» выйдет из печати в ближайшее время) и охрану природы (три выпуска книги «Путешествуя по родине», многие статьи об охраняемых растениях).

Очерк о Раменском, несмотря на резко возросшую популярность этого гениального ученого, интересен и более подробным освещением биографии и общей оценкой его вклада в мировую науку. Оценивая работы Раменского о непрерывности растительности и ординации, Трасс подчеркивает, что они не только были приоритетными, но и, кроме того, более глубокими, чем у первооткрывателей континуума Г. Глизона, Дж. Негри и Ф. Ленобла. Объясняя причины непонимания работ Раменского современниками и в том числе Сукачевым, который в целом очень спокойно относился к инакомыслию и объективно оценивал различные подходы в геоботанике, Трасс пишет: «Со своей аргументацией и философией он стоял на другом уровне, несомненно высшем, чем многие геоботаники того времени. К методико-теоретическим построениям Л. Г. применимы слова Макса Планка: „Я пришел к мысли, что, каким бы крупным ученым ты ни был, с определенного возраста появляются так называемые «слишком трудные понятия», которые, может быть, и удается применять, но которые нельзя понять до конца. . . Через некоторое время все те, кто не смог осмыслить эти различные понятия, постепенно исчезают, и им на смену приходят новые люди. . .". Счастье, что такие «новые люди» в геоботанике стали появляться (с. 21—22).

---

[1] Недавно эстонские фитоценологи были организаторами одного из наиболее интересных совещаний, итогом которого явилась публикация сборника с символичным названием «Перспективы теории фитоценологии» (1988).

В очерке показан вклад Раменского в развитие концепций стратегий у растений и в представления о консорциях.

Раздел «Статьи» открывается серией работ по лихенологии, причем наряду со статьями о лихеноиндикации (Трасс «Криптоиндикация степени загрязненности атмосферного воздуха и экологический мониторинг», с. 25—31; Х. Х. Трасс, А. Й. Пярн, К. Р. Цобель «Лихеноиндикационная оценка степени загрязненности атмосферной среды южного Прибайкалья», с. 32—46; Цобель «Использование эпифитных лишайников как биоиндикаторов загрязненности атмосферного воздуха в горах Хамар-Дабан (район оз. Байкал)», с. 47—66) помещены также и статьи монографического характера о родах *Bryoria* (Пярн «Род *Bryoria* Brodo et D. Hawksw в Эстонии», с. 67—83) и *Caloplaca* (Т. В. Рандлане «Род *Caloplaca* Th. Fr. в Эстонии», с. 84—115). По тематике к этим статьям примыкает сообщение Я. Тоома «Течение воды и сапробность водорослей» (с. 116—121).

Трасс цитирует работу Ю. Мартина и А. Назарова (1978)[2] о роли низших растений в экосистемах (регулирование состава атмосферы, концентрирование тяжелых металлов, функции снижения окисления, уменьшения кислотности, биохимическая функция (синтез антибиотиков)) и далее рассматривает возможности индикации процессов биосферы криптофитами в широком понимании (включая грибы, водоросли и лишайники). Он приводит интересную таблицу, в которую включены наборы лишайников-индикаторов различного уровня изменений условий для Северо-Запада европейской части СССР, Кавказа, юга Дальнего Востока.

Лихеноиндикационные исследования в Хамар-Дабане во многом компенсировали односторонний характер изучения влияния пресловутого Байкальского ЦБК только непосредственно на водную экосистему Байкала и показали, что атмосферное загрязнение влияет на окрестные леса. Авторы использовали уже известный по более ранним публикациям представителей эстонской лихеноиндикационной школы «Индекс атмосферной чистоты» (определяется по соотношению участия лишайников разной толерантности к загрязнению). Ими составлена лихеноиндикационная карта обширного района и проанализирована зависимость влияния на встречаемость разных видов лишайников загрязнения от высоты над уровнем моря, причем выявлены интересные случаи взаимодействия факторов, когда тяготеющие к нижнему поясу лишайники при загрязнении оказывались достаточно постоянными и в верхней части лесного пояса (границей двух градаций высоты над уровнем моря были приняты 850 м). Работа о сапробности водорослей (проанализировано 194 таксона текучих и 307 таксонов стоячих вод) будет полезна самому широкому кругу гидробиологов и альгологов, исследующих возможности биоиндикации и биологической очистки водных экосистем.

---

[2] Цитируемые авторами статей публикации в библиографию к рецензии не включены.

Геоботаническая часть сборника открывается статьей Мазинга «Структурные уровни растительного покрова» (с. 122—141), которая является крупным обобщением его разработок в области анализа горизонтальной структуры растительности и системно-структурных представлений об организации растительности. Его работа представляет собой «неформализованный вариант системной теории (Волкова, Крылов, 1977), позволяющий выяснить основные качественные различия между системами разного уровня. Это важно подчеркнуть и потому, что в настоящее время при широком использовании математических методов качественные различия между разными объектами исследования растительности часто игнорируются, что приводит к абсурдным выводам» (с. 124).

Мазинг подчеркивает принципиальное различие между территориальными (близкими к геосистемам географов) и популяционными и мультипопуляционными системами. В первом случае системы не являются функциональными, а во втором — представляют собой сеть более или менее вероятностных взаимоотношений. После обсуждения различных точек зрения, высказанных в литературе, и на основании личного опыта изучения растительности Мазинг сводит все разнообразие к пяти уровням (планетарный, региональный, ландшафтный, ценотический, популяционный) и приводит две таблицы, которые очень четко выражают его концепцию и характеризуют автора как безупречного логика, умеющего приводить в систему самую разнообразную информацию. В табл. 1 он показывает диапазон ведущих факторов среды, организующих системы разных структурных уровней (сональная радиация, суммы температур; сезонные факторы, времена года; формы рельефа; факторы высотной поясности; океаничность, континентальность климата; поемность, эрозия; антропогенное влияние; свойства почвы, механический состав, плодородие; свет). В разряде факторов среды показаны и межвидовые взаимоотношения, которые организуют системы ценотического и популяционного уровня. Последнее, конечно, малоудачно, так как если рассмотренные выше факторы были внешними, то это уже внутренний фактор, что следовало бы оговорить в таблице.

На табл. 2 показаны внутренние и внешние факторы, процессы различных уровней и основные принципы обобщения (индивидуальное и типологическое районирование, классификация и ординация, систематизация внутрипопуляционных подразделений, различение функциональных систем на основании взаимоотношений).

Эта статья является крупным вкладом в теорию фитоценологии и, безусловно, составленные Мазингом таблицы войдут в учебники и теоретические монографии науки о растительности.

Статья К. Аавиксоо «Дешифрирование фаций верховых болот Эстонии на аэрофотографиях» (с. 193—208) является результатом экстраполяции представлений Мазинга о геохорах верховых болот в область картографии. Для всех установленных Мазингом фаций верховых болот указаны четкие дешифровочные признаки черно-белых крупномасштабных панхроматических снимков.

Две статьи М. Цобеля — «Взаимоотношения растительных сообществ и экотопа прибрежных альваров Эстонии» (с. 158—164) и «Влияние пастьбы на структуру и состав альварных растительных сообществ» (с. 165—173) — иллюстрируют самый современный, базирующийся на новейших теоретических разработках аспект изучения сукцессий специфических сообществ альваров. Характеризуется система связей, определяющих изменение растительности в связи с происходящим постоянно повышением абсолютного уровня альваров и влиянием на них выпаса. Очень четко показана «нормальность» фактора выпаса, который исторически формировал растительность альваров. Ослабление выпаса усиливает залесение, хотя при слабовыветренных «плитняковых» альварах этот процесс протекает крайне медленно.

Работа Э. Роосалусте («Сообщества Juncus subnodulosus в Эстонии», с. 186—192) представляет синтаксономический аспект исследований эстонских ботаников. Три выделенные группы сообществ идентифицированы как экологические варианты ранее установленной ассоциации Juncetum subnodulosi (Allorge 22) Koch 26, рассмотренной разными авторами либо в союзе Calthion Tx. 36 (Molinio—Arrhenatheretea), либо Caricion davallianae Klika 34 (Scheuchzerio—Caricetea nigrae) (автором использован поздний синоним Parvocaricetea den Held et Westhoff 69). Эта интересная статья во многом выиграла бы, если бы автор составила «классическую» синтаксономическую таблицу с показом диагностических видов разного ранга.

Две статьи — А. Ляэнелайд («Влияние выбора способа нормирования дендрохронологических рядов на их корреляцию (предварительное сообщение)», с. 142—157) и Я. Палуметс («Структура биомассы низкобонитетной ели», с. 174—185) — представляют исследования из области экологии древесных растений и также характеризуются высоким теоретико-методическим уровнем.

Новый сборник трудов эстонских фитоценологов — свидетельство высокого научного уровня этого коллектива.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Перспективы теории фитоценологии: Тез. симпоз. Лаэлату-Пухту, 16—20 мая 1988. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1988. 208 с. — *Сукачев В. Н.* Фитоценоз и фитоценология // Сов. ботан. 1935. № 5. С. 3—18. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.

Б. М. Миркин

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 4 XI 1988.

ХРОНИКА

УДК 58.009 (480)

И. М. Красноборов, В. М. Ханминчун, Д. Н. Шауло

В ГОСТЯХ У ФИНСКИХ БОТАНИКОВ

I. M. KRASNOBOROV, V. M. KHANMINCHUN, D. N. SHAULO.
VISITING FINNISH BOTANISTS

В конце августа 1987 г. группа сотрудников Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР (И. Ю. Коропачинский, И. М. Красноборов, В. М. Ханминчун, Д. Н. Шауло) посетила Финляндию с целью знакомства с работой ботанических садов и музеев в университетах Хельсинки, Оулу, Турку. Это был ответный визит по приглашению Финской Академии после экспедиции финских ботаников на Алтай в сентябре 1985 г. Была предоставлена возможность выезда в природу для сбора гербария, знакомства с охраняемыми территориями, дендрариями, зоологической станцией Хельсинкского университета.

В процессе работы собран гербарий в количестве 700 листов. Работы были начаты в г. Оулу, расположенном в устье р. Оулу на побережье Ботнического залива в 174 км южнее полярного круга. Это административный, экономический и культурный центр северной Финляндии. Университет в нем основан в 1959 г., это второй по значению государственный университет после Хельсинкского.

Ежегодно на первый курс на специализацию по ботанике принимаются 45 студентов. Основным в подготовке специалистов и в научных исследованиях университета является экологическое направление. Финляндия — лесная страна, и все исследования строятся с позиции сохранения лесных ресурсов, их умножения. Изучается степень загрязненности воздуха, влияние выбросов промышленных предприятий на состояние растительного покрова и в первую очередь на виды-доминанты. Проводятся работы по проблеме «перезимовывание». Куратором их является профессор Пааво Хавас (Paavo Havas). Он был одним из организаторов нескольких конгрессов по зимней экологии растений. Финские ботаники предлагают наладить сотрудничество в этом направлении исследований с Полярным ботаническим садом в Хибинах.

Куратор гербария университета — профессор Тауно Ульвинен (Tauno Ulvinen, 1987). В фондах хранится около 300 тыс листов сосудистых растений, много материалов из различных регионов земного шара, но основу составляют сборы финских ботаников из северных провинций Финляндии. Существуют связи с гербариями Советского Союза. Интенсивный обмен осуществлялся с Томским государственным университетом в то время, когда там работала профессор Л. П. Сергиевская. Кроме сосудистых растений собрана значительная коллекция грибов и лишайников. Интересен опыт сохранения коллекций. Для борьбы с вредителями применяется промораживание до —20 °С.

При университете существует ботанический сад, куратор — Мирья Сиуруайнен (Mirja Siuruainen, 1987). Состоит он из 13 подразделений или участков. Разделение традиционное — систематикум, хозяйственно-ценные растения, лекарственные, естественная растительность, растения Азии, Центральной и Южной Европы, Фенноскандии, Северной Америки, декоративные, Арборетум, питомник, оранжереи, экспериментальные поля.

Обслуживают все эти подразделения 11 человек в зимний период и около 30 летом.

Оранжереи полностью автоматизированы, поддерживаются заданные температура, влажность, освещенность. За изменением этих параметров следят датчики, которые передают информацию на головную ЭВМ. На открытых участках уход за растениями и почвой максимально механизирован. Широко применяются климатические камеры, которые производятся в Финляндии и рассчитаны на поддержание разных температурных режимов.

Университет публикует путеводители по музеям, ботаническому саду, «Перечень семян. . .». Оуланская биологическая станция университета издает «Сообщения» (Oulanka reports, 1984). В них публикуются результаты работ, проводимых на станции (ботанических, экологических, зоологических, геологических и т. д.). Сама станция расположена по соседству с Оуланским национальным парком, чуть южнее Полярного круга вблизи границы с СССР.

Во время экскурсий в природу были посещены побережье Ботнического залива с водной и луговой растительностью, лишайниковые сосновые боры на дюнах, болотные массивы.

Первый университет Финляндии — Академия Турку — был основан в 1640 г. Сегодня в университете г. Турку насчитывается около 10 000 студентов. На о-ве Руйссало, славящемся своими дубовыми аллеями, великолепным заповедником, зелеными рощами, старыми виллами привлекает внимание Ботанический сад университета Турку, основанный в 1955 г. Он занимает площадь 7 га. На его территории собрано около 5 тыс видов с различных континентов. Наряду с декоративными, древесными и травяными растениями проводятся опыты окультуривания овощных растений, в том числе некоторых растений из Перу, привезенных сотрудниками из экспедиций, проводящихся регулярно с 1982 г. В Ботаническом саду 12 штатных сотрудников, в летнее время вместе с сезонными рабочими — до 20. Они проводят исследования, а также являются хранителями коллекций, произрастающих на открытых участках, в теплицах и оранжереях. В оранжереях выращивается около 2000 видов. Сад служит базой для обучения студентов. Сад издает «Index seminum. . .», путеводители по ботаническому саду и оранжереям (Kalliola Risto, 1985). Куратор Аарно Касви — очень темпераментный человек, хороший специалист в области интродукции и экологии. Он много делает для пополнения коллекций декоративных и овощных культур и их популяризации. Так же как и в Ботаническом саду университета г. Оулу, хорошо организован уход за садом. Характерна высокая ответственность исполнителей и отлично организованная служба малых механизмов.

По пути из Турку в Хельсинки нас ознакомили с одним из филиалов фирмы «Hortus», которая занимается разработкой конструкций, промышленным изготовлением теплиц и автоматизированных систем для управления их работой.

Значительное место в ее деятельности занимает разработка методик микроклонального размножения ценных видов, форм и сортов полезных прежде всего декоративных растений. В настоящее время разработаны методики и осуществляется размножение 40 видов растений, в том числе таких трудных для размножения, как *Betula pendula* (декоративная форма) и др.

Из теплиц, созданных фирмой, очень удачна конструкция теплицы «Хортус», рассчитанная на климатические условия Финляндии. Она характеризуется невысокой металлоемкостью и способностью выдержать ветровые нагрузки. Монтаж ее осуществляется быстро и легко. Основные материалы, из которых изготовлены несущие конструкции, — алюминий и оцинкованная сталь. Профили теплицы рассчитаны на стекло толщиной 4 мм и на акриловые ячеистые плиты толщиной 16 мм.

В теплицах, используемых фирмой «HORTUS» для микроклонирования растений, ведется автоматический контроль и регулирование климата с помощью системы ИТУ Компьютер, которая позволяет вести наблюдения из центра управления за работой всей теплицы.

Весь режим климата и другие параметры при желании могут записываться, что очень важно при разработках агротехники выращивания новых видов и сортов и при научных исследованиях.

В Хельсинки посетили Ботанический сад и Ботанический музей университета. Кроме того, по пути из Турку в Хельсинки была организована работа на университетской зоологической станции Тврмине (Tvarminne Zoological Station, University of Helsinki, SF — 10900 Hanko, Finland).

Ботанический сад и Ботанический музей возникли на базе коллекций университета Турку, который был переведен в Хельсинки в 1829 г. До конца XIX в. они использовались в учебном процессе университета и были открыты для посещения публики. В начале двадцатого века были начаты исследования по растительным ресурсам и агротехнике возделывания растений. Основные оранжереи были построены в конце XIX в., небольшие добавления были сделаны в 1952 г. Сейчас оранжереи охраняются как архитектурные памятники.

В 1967 г. были построены специальные экспериментальные теплицы. Нужда в них возникала по мере возрастания международного обмена и необходимости выращивания полезных растений всего мира. В настоящее время сад занимает около 5 га земли почти в центре г. Хельсинки, оживляя и украшая городской ландшафт. До октября 1917 г. работы в саду курировались сотрудниками Санкт-Петербургского ботанического сада. Первые коллекции сюда поступали из Турку, Петербурга, Тарту. Штат Ботанического сада состоит из 15 постоянных работников, включая директора. В летний сезон нанимают несколько десятков рабочих. Кроме того, много бесплатных помощников из местного населения.

Ежегодно, начиная с 1892 года садом издается «Delectus seminum. . .». Из интересных коллекционных растений в Ботаническом саду следует отметить 250-летнюю лиственницу сибирскую, посаженную на этом месте еще до времени создания сада. Великолепно чувствуют себя американские растения. В открытом грунте *Cladrastis kentukea* (*Fabaceae*) с крупными белыми цветками и соцветием до 25 см дл. В оранжерее в течение нескольких десятилетий выращивается *Victoria cruciata* из амазонской сельвы и ряд других нимфейных.

Ботанический сад ухожен, коллекции в хорошем состоянии. Общая планировка арборетума та же самая, как это было предписано главным садовником Императорского ботанического сада в Санкт-Петербурге. Обращает на себя внимание автоматизация регулировки режимов в оранжереях. Батареи обогрева расположены под проходами и покрыты решетками. Растения распределены по экологическому принципу. Всего в оранжереях выращивается примерно 2000 тропических растений на площади около 1200 м^2. Коллекция погибла во время второй мировой войны, когда в феврале 1944 г. в оранжерею попала бомба, но она вскоре была восстановлена с помощью других ботанических и коммерческих садов и частных лиц.

С Ботаническим садом нас знакомила исполняющая обязанности директора доктор Лиина Хамет-Ахти (Leena Hämet-Ahti) — известный финский ботаник. Она посетила многие страны в Северной и Южной Америке, Австралию, несколько раз была в СССР, в том числе на Колыме, в Кемеровской обл. Ее перу принадлежит ряд ботанико-географических работ по бореальной зоне северного полушария. Она дает ее районирование, выявляет общие закономерности распределения растительности (Хамет-Ахти, 1976). После работ в Австралии и в Южной Америке публикует материалы по лесам южного бука. Она — один из главных авторов «Retkeilykasvio» (1984) — «Определителя растений Финляндии», вышедшего за короткий период времени уже тремя изданиями. Занимается вопросами ботанической географии Финляндии, систематикой ситниковых (ситников) (Hamet-Ahti, 1966), паразитических грибов. Среди последних ею опубликованы новые виды.

Большую работу она провела по подготовке и публикации материалов экспедиции А. К. Каяндера по р. Лене (Hamet-Ahti, 1970). Последний собрал во время этой экспедиции около 4500 гербарных листов, относящихся к 830 видам высших растений.

Сотрудники Ботанического сада активно занимаются популяризацией знаний среди населения. Издают открытки с изображением интересных финских и экзотических растений, выращиваемых в Ботаническом саду. В этом отношении много делает один из ведущих ботаников сада Пентти Аланко (Pentti Alanko).

Для посещения открыты оранжереи с отделами: водяные лилии, суккуленты, орхидные, бромелиевые, пальмы, в открытом грунте — систематикум, коллекция полезных растений (зерновые, овощи, кормовые, медицинские растения, каменистый садик). Наряду с экспозицией «Декоративные растения и розы» здесь создана экспозиция «Старомодные декоративные растения». Экспозиция древесных растений интересна тем, что там экспонируются в открытом грунте наряду с растениями умеренной зоны субтропические, укрываемые на зимний период под стекло.

Коллекция травянистых растений насчитывает 3000 видов и сортов. Обращают на себя внимание растения Дальнего Востока. Их семена были собраны во время финской экспедиции на р. Амур в 1976 г.

В ботаническом саду начали выпускать периодическое издание «Ulmus». В этом издании помещаются материалы о древесных растениях Ботанического сада университета. Так, в первом выпуске дан перечень всех 700 произрастающих в нем видов древесных растений. Из них сиреней — 26, спирей — 33, кленов — 25, берез — 20, боярышников — 20, жимолостей — 30, яблонь — 19, тополей — 22 таксона и т. д. Все виды в основном из Европы, Дальнего Востока, Северной Америки. Интересно отметить отсутствие в коллекции ряда широко распространенных сибирских растений.

К 150-летию Ботанического сада была напечатана книга «Ботанический сад университета Хельсинки, 1833—1983» (Helsingin yliopiston kasvitieteellinen puutarha, 1833—1983, Helsinki, 1983). В ней подробно излагается в хронологическом порядке история развития Ботанического сада. Помещены описания отдельных экспозиций. В них особо подчеркивается представленность некоторых родов древесных растений в Ботаническом саду. Особый интерес вызывают разделы, где характеризуются мхи, лишайники, грибы, миксомицеты, насекомые, моллюски Ботанического сада.

В Ботаническом музее посетили Гербарий и библиотеку. Знакомил с ними куратор Гербария профессор Илкка Кукконен. Он специалист по осокам и один из авторов «Определителя растений Финляндии».

В библиотеке созданы необходимые условия для работы сотрудников. Достаточно полно представлены книги русских, советских, в том числе и сибирских, ботаников.

Гербарий занимает несколько этажей здания музея на территории Ботанического сада. Имевшийся Гербарий в университете Турку в 1827 г. сгорел. В Хельсинкском университете он создавался заново. Сейчас в нем хранится около 1.5 млн образцов высших растений. Имеется несколько отделов. Финский отдел построен по системе, принятой во «Флоре Европы», общий — по системе Делатура. Имеются удобные помещения для работы, устройства для сушки, монтировки. Все сотрудники располагают отдельными небольшими помещениями. Имеется свой художник Марья Койстинен (Marja Koistinen). Она иллюстрировала «Определитель растений Финляндии». В настоящее время оформляет отдельные работы, рисует плакаты. Коллекции в хорошем состоянии. Музей испытывает недостаток в шкафах. Формат гербарного листа близок к международному, но несколько длиннее. Растения подшиваются и подклеиваются полосками бумаги, этикетка располагается в правом нижнем углу. Наряду с другими данными о растении указывается номер квадрата по принятой у ботаников Финляндии сетке, покрывающей всю страну квадратами 10×10 км.

Есть на хранении и именные коллекции. Так, в 1860 г. в Гербарий были переданы растения Крыма и Кавказа, собранные Стевеном, есть типовые образцы видов Палласа, образцы из гербария К. Линнея.

Ботанический музей активно издает работы своих сотрудников. Наряду с Annales botanici Fennici издается Acta botanica Fennica, дендрологическое общество Финляндии имеет свой бюллетень «Sorbifolia», выходящий несколько раз в год. Флористические работы публикуются в журнале «Lutukk» (в русском переводе «Пастушья сумка»), выходящем 4 раза в год, начиная с 1985 г. Ботаническим садом и Музеем Хельсинкского университета выпускается издание «Norrlinia» (с неопределенными интервалами). Название дано по фамилии I. P. Norrlina (1842—1917), профессора ботаники, работавшего в Отделе ботаники университета с 1867 по 1903 гг. В первом издании (Norrlinia, 1, Helsinki, 1983 : 39) опубликована библиография Ботанического сада за 150 лет его существования. Она насчитывает 484 названия. Пользоваться этим библиографическим справочником очень удобно. После каждых библиографических данных в скобках стоит латинское название вида растения, о котором идет речь в статье. Иногда их много. В конце справочника даны указатели латинских названий родов растений. К сожалению, публикациям подобного рода у нас уделяется очень мало внимания. А это великолепные пособия, являющиеся первым этапом к компьютеризации библиографических данных.

Интересно отметить ряд работ известного старейшего ботаника, специалиста по папоротникам, Яакко Сарвелла (Jaakko Sarvella, 1978), сотрудника Ботанического музея. Он много сделал, исследуя систематику рода голокучник (*Gymnocarpium*) в мировом масштабе. Наряду с морфологическими данными при исследовании этого рода он широко привлекает цитологические и биохимические, работая в комплексе с канадскими цитологами, генетиками и финскими биохимиками. Ощущается слабое использование им русской и советской ботанической литературы, а также коллекций, хранящихся в гербариях СССР, и в первую очередь Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Это же можно отметить и в отношении работ молодого сотрудника Ботанического музея Густава Квиста (Gustav Kvist, 1987) в работе с лютиковыми Сибири.

Большое внимание в университете уделяется количественным методам при исследовании растительного покрова в фитоценотических и экологических работах.

Из Хельсинки были совершены две экскурсии в арборетумы, расположенные в его окрестностях. Арборетум Таммисто находится примерно в 40 км от Хельсинки на северо-запад. В нем насчитывается около 400 видов. Основал его Густав Комппа в начале века. Свой дендрарий он завещал университету в Турку. Последний не принял этого дара. Сейчас он находится в запущенном состоянии, но здесь собрано много интересных растений (сосны, пихты, ели, лиственницы, рододендроны). В большом числе представлены растения нашей страны. Пентти Аланко составил план дендрария, проводится инвентаризация. На окраине г. Хельсинки расположен другой, один из старейших в Финляндии арборетум — Нискалан, основанный в начале XIX в. Основателем и владельцем его был Яков Ковалев. Здесь выращивались экзотические растения с целью реализации их для озеленения городов Финляндии. В арборетуме сейчас собрано около 450 видов древесных растений. Много хвойных (пихты, ели, сосны). Уход ведется слабо, но дорожная сеть имеется. Восстановление и пополнение не ведутся. Учет видов и некоторые публикации по этому арборетуму проведены Пентти Аланко и другими ботаниками (P. Alanko, K. Rantala, 1978). По дороге в Арборетумы и в их окрестностях проведены флористические сборы водных, болотных, луговых, прибрежных и лесных растений.

Финские участники встречи (Пааво Хавас, Мирья Сиуруайнен, Тоуно Улвинен, Лиина Хамет-Ахти, Аарно Касви, Микко Вилен, Ристо Мурто, Пентти Аланко) заинтересованы в активном сотрудничестве с советскими учеными. Многие из них были в СССР, знакомы с исследованиями советских ботаников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Хамет-Ахти Л. Биотипические подразделения Бореальной зоны // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1976. С. 51—58. — *Alanko Pentti*, *Kaija Rantala.* Niskalan Puulajipuisto Arboretum Helsinki. 1987. 31 p. — *Hämet-Ahti Leena.* A. K. Cajanderi's vascular plant collection from the Lena River, Siberia, with his ecological and floristic notes // Ann. Bot. Fennici. 1970. N 7. P. 255—324. — *Hämet-Ahti Leena.* Some races of *Juncus articulatus* L. in Finland // Acta Bot. Fennica. 1966. Vol. 72. Oct. P. 5—22. — *Helsingin* yliopiston kasvitieteellinen puutarha. 1833—1983. Helsinki, 1983. 140 p. — *Kalliola Risto.* Turun Yliopiston Kasvitieteellinen Puutarha. Turku, 1985. 58 p. — *Kvist Gustav. Ranunculus cassubicus* subsp. *kemerovensis*, subsp. nova, from South Siberia // Ann. Bot. Fennici. 1987. N 24. P. 79—80. — *Oulanka* reports. 5. 1984. N 5. Oulu. 68 p. = *Palmen Annikki.* The Botanical garden, University of Helsinki. Helsinki, 1983. 8 p. — *Retkeilykasvio.* Suomen Luonnonenojelum Tuki Oy. Helsinki, 1984. 544 p. — *Sarvella Jaakko.* A synopsis of the fern genus *Gymnocarpium* // Ann. Bot. Fennici. 1978. N 15. P. 101—106. — *Siuruainen Mirja.* Kasvitieteellinen puutarha // Oulun Yliopisto. Oulu, 1987. P. 16—19. — *Tvärminne* studies. 4. Research Activities in 1987. Tvärminne, 1987. 43 p. — *Ulvinen Tauno.* Kasvimuseo. Oulun Yliopisto, Oulu, 1987. P. 14—15. — *Uotila Pertti*, *Pirkko Lehtonen.* Helsingin Yliopiston kasvitieteellisen puutarhan bibliografia vuoteen 1982 // Norrlinia. 1983. N 1. 39 p.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 26 VII 1988.

CONTENTS

Page

Kornjushenko G. A. Urgent problems in the ecological study of plastid pigments . . . 921
Plyushch T. A. Ultrastructure of embryo sac in *Rudbeckia hirta* (*Asteraceae*) 932
Rozenberg G. S. Analysis of scientific work's citation of Soviet geobotanists 941

COMMUNICATIONS 953

Klochkova N. G., Selivanova O. N. The species of *Halosaccion* and *Devaleraea* (*Palmariales, Rhodophyta*) in the seas of the Soviet Far East 953
Shantser I. A. On the systematics and nomenclature of the species of *Filipendula* (*Rosaceae*) from the Soviet Far East 959
Mjakushko V. K., Bumar G. J. The genus *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) in the Polessky State reservation (the Zhitomyr region). 963
Serov V. P. The study of karyotypes in representatives of the genera *Clematis* and *Atragene* (*Ranunculaceae*) 967
Artjushenko Z. T., Nikolaeva A. F. Two types of seed reproduction in *Amaryllidaceae* 972
Khailov K. M. The relief picture of plate characteristics in *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) grown under natural and plantational conditions 977
Borisova I. V., Vernik R. S., Norbobaeva T. Some biological features of *Hypericum scabrum* (*Hypericaceae*) from the Western Tien Shan 982
Naujalis J. J. Organization of fern gametophyte population 994
Safronova I. N., Khodachek E. A. On the flora and vegetation of the Andrey, Uyedineniya and Vize islands (the Arctic Ocean) 1003
Mel'nik V. I. *Quercus petraea* (*Fagaceae*) communities in Polessiye 1011
Sheremetev S. N. Water relations of *Leymus chinensis* (*Poaceae*) in the eastern part of the Mongolian People's Republic 1017
Sveshnikova V. M. Osmotic pressure of cellular sap in Mongolian plants as an index for evaluation of their water supply 1023
Mel'nik V. A. Additional notes on collection of cryptogamic plants gathered by V. I. Polyansky in China in 1957 (Deuteromycetes) 1029

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1032

Pneva G. P. On *Reynoutria* (*Polygonaceae*) from the Neogene of the Primorye Territory and Japan 1032
Khursevich G. K., Cherniaeva G. P. The *Ectodictyonaceae*, a new family of the class *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) 1034
Botschantzev V. P. On *Alyssum parviflorum* and some closely related species (*Cruciferae*) 1036
Duong Duc Huyen, Averyanov L. V. A new variety — *Dendrobium nobile* var. *alboluteum* from the South Vietnam region 1039
Nikolaev V. J. A synopsis of the Caucasian species of *Hieracium*, subgenus *Pilosella* (*Asteraceae*) 1040

FLORISTIC RECORDS 1051

Czeczjotkin E. V. On some plant species new and rare for the Northern Baikal region 1051
Vyschin I. B., Barkalov V. Yu. New and rare for the Sakhalin island species of vascular plants 1054

CHROMOSOME NUMBERS 1059

Lavrenko A. N., Serditov N. P. Ulle Z. G. Chromosome numbers in some species of flowering plants of the Urals (the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic) . . . 1059

BOOK REVIEWS 1062

Mirkin B. M. (*A review*). Structure, composition and dynamics of boreal plant communities. Scientific notes of the Tartu State University. 1988 1062

CHRONICLE 1066

Krasnoborov I. M., Khanminchun V. M., Shaulo D. N. Visiting Finnish botanists 1066

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Корнюшенко Г. А. Актуальные вопросы экологического изучения пластидных пигментов 921

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* (*Asteraceae*) 932

Розенберг Г. С. Анализ цитируемости работ отечественных геоботаников 941

СООБЩЕНИЯ 953

Клочкова Н. Г., Селиванова О. Н. Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (*Palmariales*, *Rhodophyta*) в дальневосточных морях СССР 953

Шанцер И. А. К систематике и номенклатуре некоторых дальневосточных видов *Filipendula* (*Rosaceae*) 959

Мякушко В. К., Бумар Г. И. Род *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) в Полесском государственном заповеднике (Житомирская область, УССР) 963

Серов В. П., Исследование кариотипов представителей родов *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) 967

Артюшенко З. Т., Николаева А. Ф. Два типа семенного размножения у *Amaryllidaceae* 972

Хайлов К. М. Рельефное отображение свойств пластин плантационной и природной *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) 977

Борисова И. В., Верник Р. С., Норбобаева Т. Некоторые биологические особенности *Hypericum scabrum* (*Hypericaceae*) в Западном Тянь-Шане 982

Науялис И. И. Организация популяции гаметофитов папоротников 994

Сафронова И. Н., Ходачек Е. А. О флоре и растительности островов Андрея, Уединения и Визе (Северный Ледовитый океан) 1003

Мельник В. И. Сообщества *Quercus petraea* (*Fagaceae*) в Полесье 1011

Шереметьев С. Н. Водный режим *Leymus chinensis* (*Poaceae*) в восточной части МНР 1017

Свешникова В. М. Осмотическое давление клеточного сока у растений Монголии как показатель их влагообеспеченности 1023

Мельник В. А. Дополнительные сведения о коллекции низших растений, собранной В. И. Полянским в Китае в 1957 г. (дейтеромицеты) 1029

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1032

Пнева Г. П. О *Reynoutria* (*Polygonaceae*) из неогена Приморья и Японии 1032

Хурсевич Г. К., Черняева Г. П. *Ectodictyonaceae* — новое семейство из класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) 1034

Бочанцев В. П. Об *Alyssum parviflorum* и некоторых близких ему видах (*Cruciferae*) 1036

Зыонг Дык Гуен, Аверьянов Л. В. Новая разновидность *Dendrobium nobile* var. *alboluteum* (*Orchidaceae*) с территории Южного Вьетнама 1039

Николаев В. Я. Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Pilosella* (*Asteraceae*) 1040

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1051

Чечёткин Е. В. О некоторых новых и редких для Северного Забайкалья видах растений 1051

Вышин И. Б., Баркалов В. Ю. Новые и редкие для флоры острова Сахалин виды сосудистых растений 1054

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1059

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Урала (Коми АССР) 1059

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1062

Миркин Б. М. (*Рецензия*). Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Ученые записки Тартуского гос. ун-та. 1988 1062

ХРОНИКА 1066

Красноборов И. М., Ханминчун В. М., Шауло Д. Н. В гостях у финских ботаников 1066

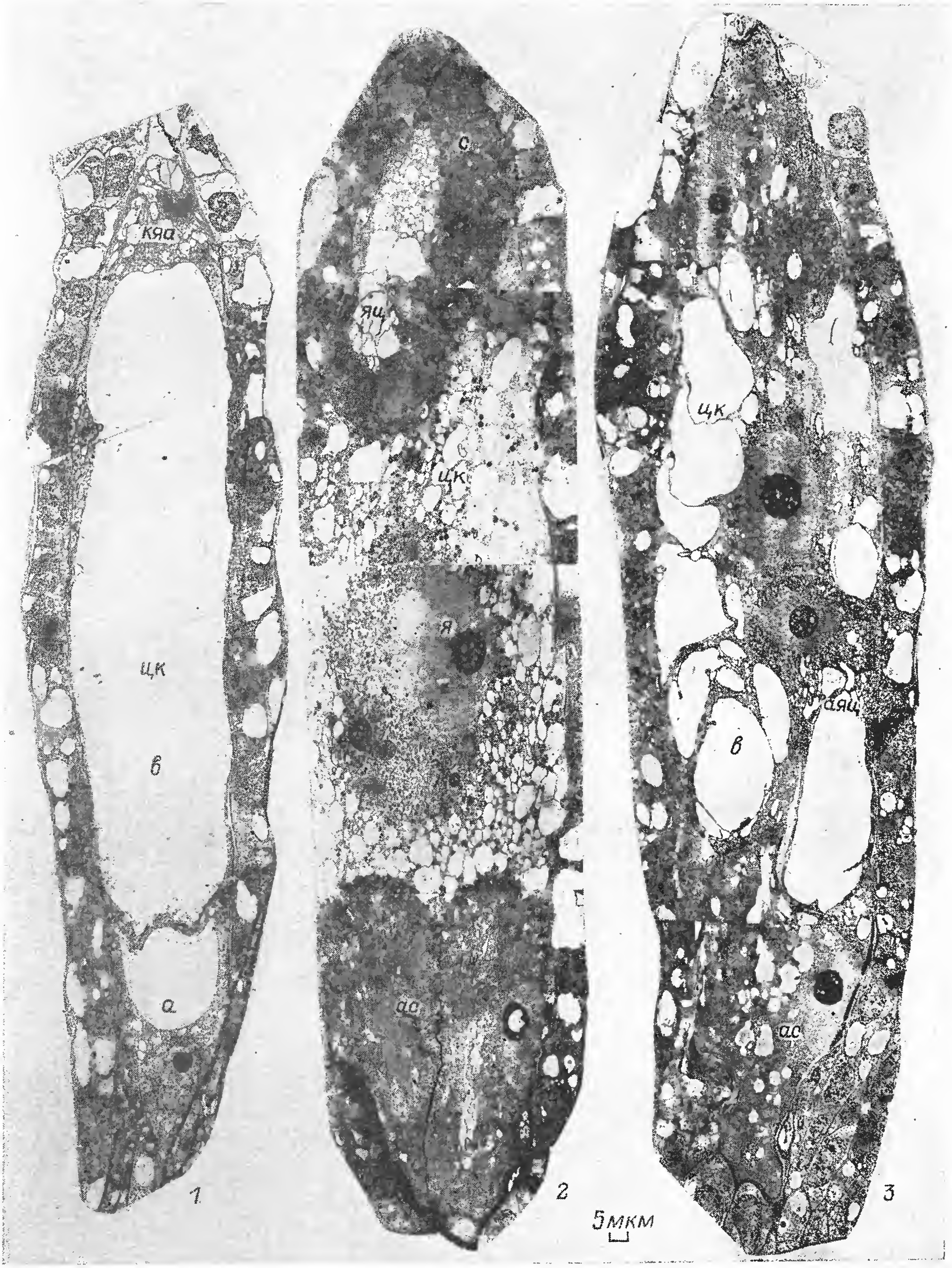


Таблица I. Зародышевый мешок *Rudbeckia hirta* до оплодотворения.

1 — 1-я стадия развития, *2* — 2-я стадия развития, *3* — 3-я стадия развития; *а* — антипода, *ас* — антипода синергидоподобная, *аяц* — антипода яйцеклеткоподобная, *в* — вакуоль, *кяа* — клетки яйцевого аппарата, *с* — синергида, *цк* — центральная клетка, *я* — ядро, *яц* — яйцеклетка.

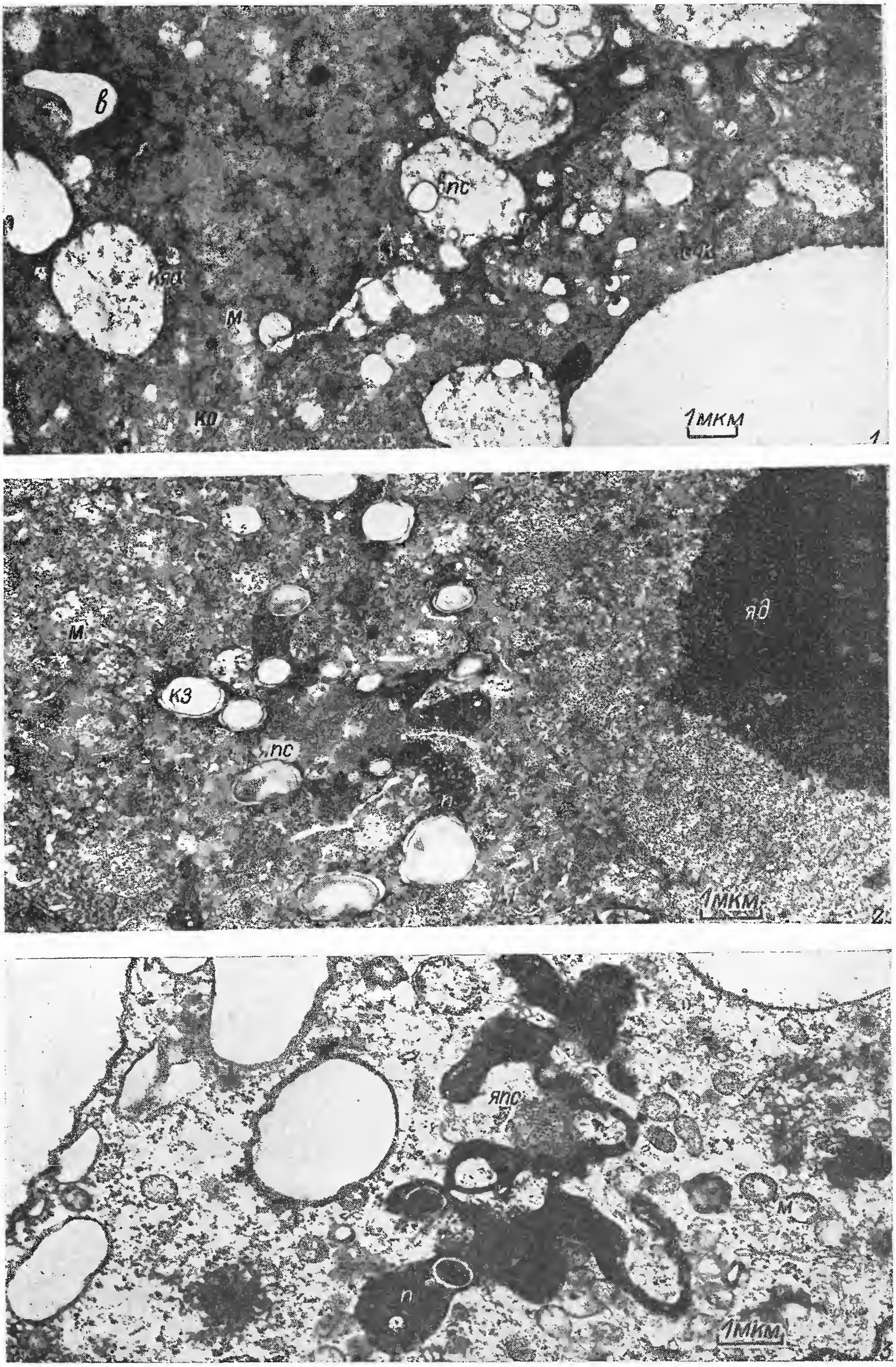


Таблица II. Фрагменты клеток зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* до оплодотворения.

1 — фрагменты клетки яйцевого аппарата и центральной клетки; видны «вакуолеподобные» структуры, видимо, представляющие собой дегенерировавшие пластиды. *2* — фрагмент яйцеклетки (2-я стадия развития); пластиды ассоциированы с ядрышкоподобной структурой. *3* — фрагмент центральной клетки (2-я стадия развития). *впс* — «вакуолеподобная» структура, *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *яд* — ядрышко, *япс* — ядрышкоподобная структура. Остальные обозначения те же, что на табл. I.

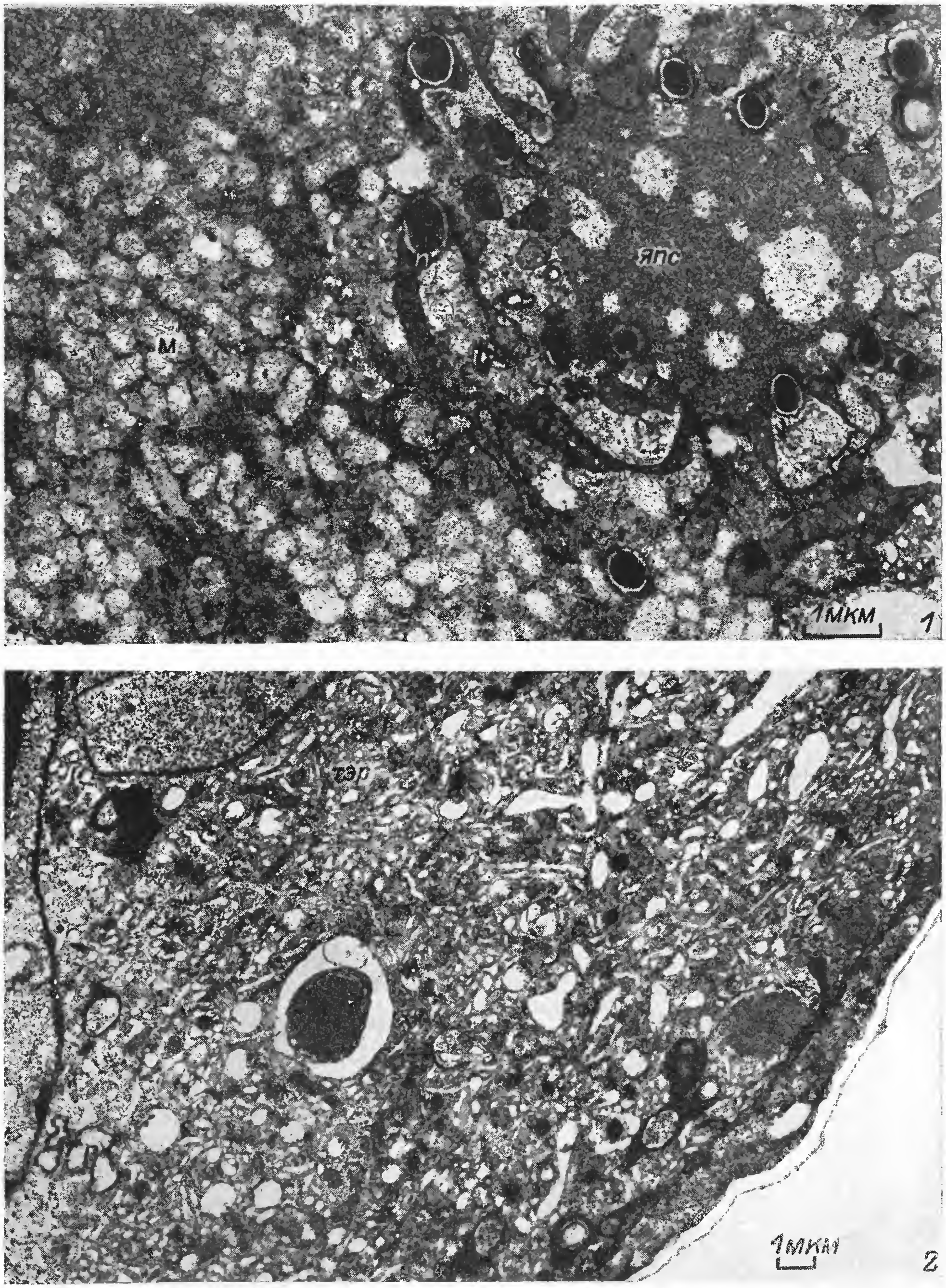


Таблица III. Фрагменты клеток зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* до оплодотворения.

1 — фрагмент яйцеклеткоподобной антиподы (2-я стадия развития), цитоплазма насыщена митохондриями; *2* — фрагмент синергидоподобной антиподы (2-я стадия развития), основной компонент цитоплазмы — *тэр* (трубчатый эндоплазматический ретикулум). Остальные обозначения те же, что на табл. II.

К ст. Г. П. Пневой, с. 1033

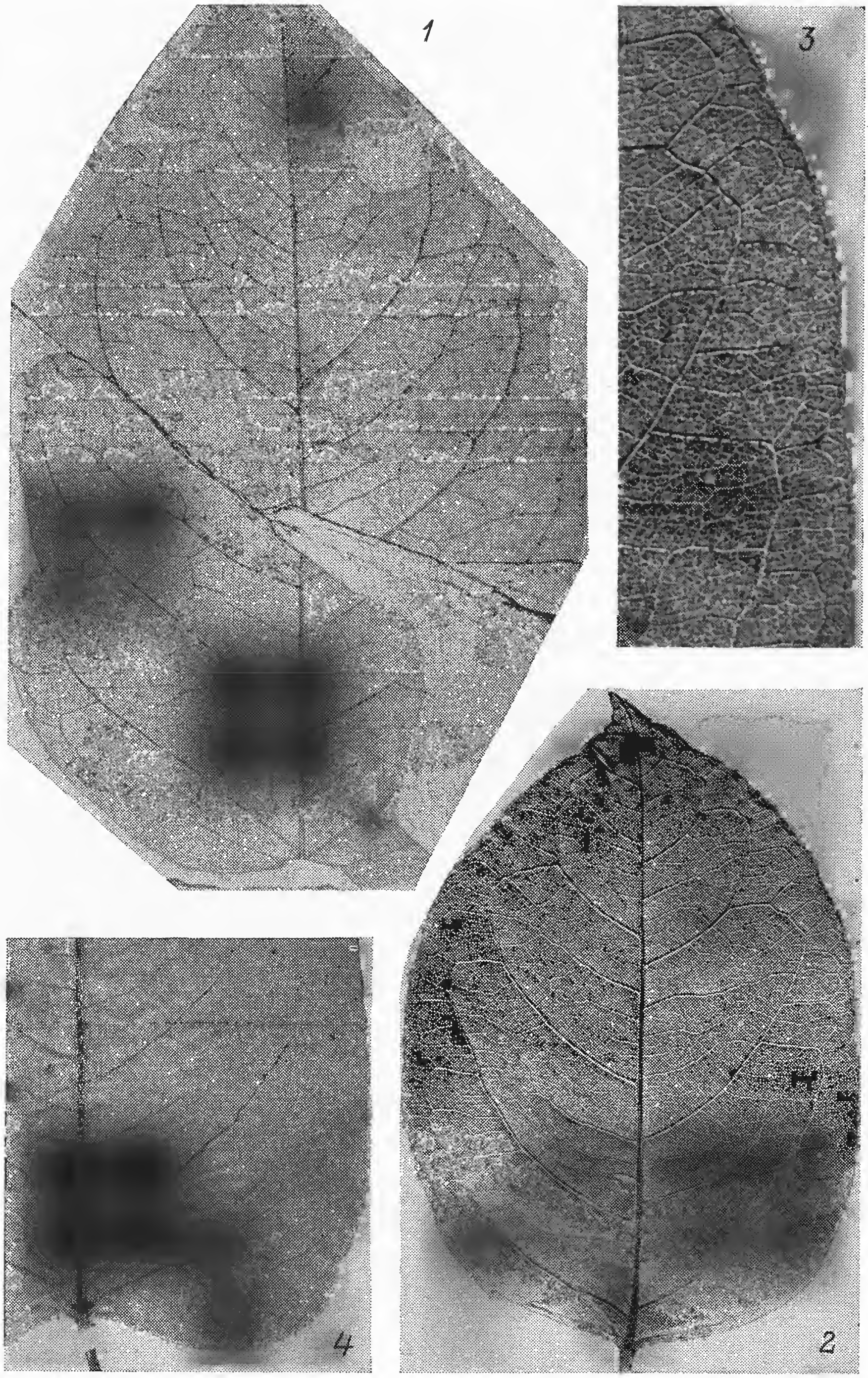


Таблица. *Reynoutria paleojaponica* (*1*), *R. japonica* (*2*, *3*), *R. sachalinensis* (*4*).
1 — тип; *2* — лист современного вида, Япония; *3* — то же, ×3; *4* — основание листа сердцевидной формы.

К ст. Г. К. Хурсевич, Г. П. Черняевой, с. 1035

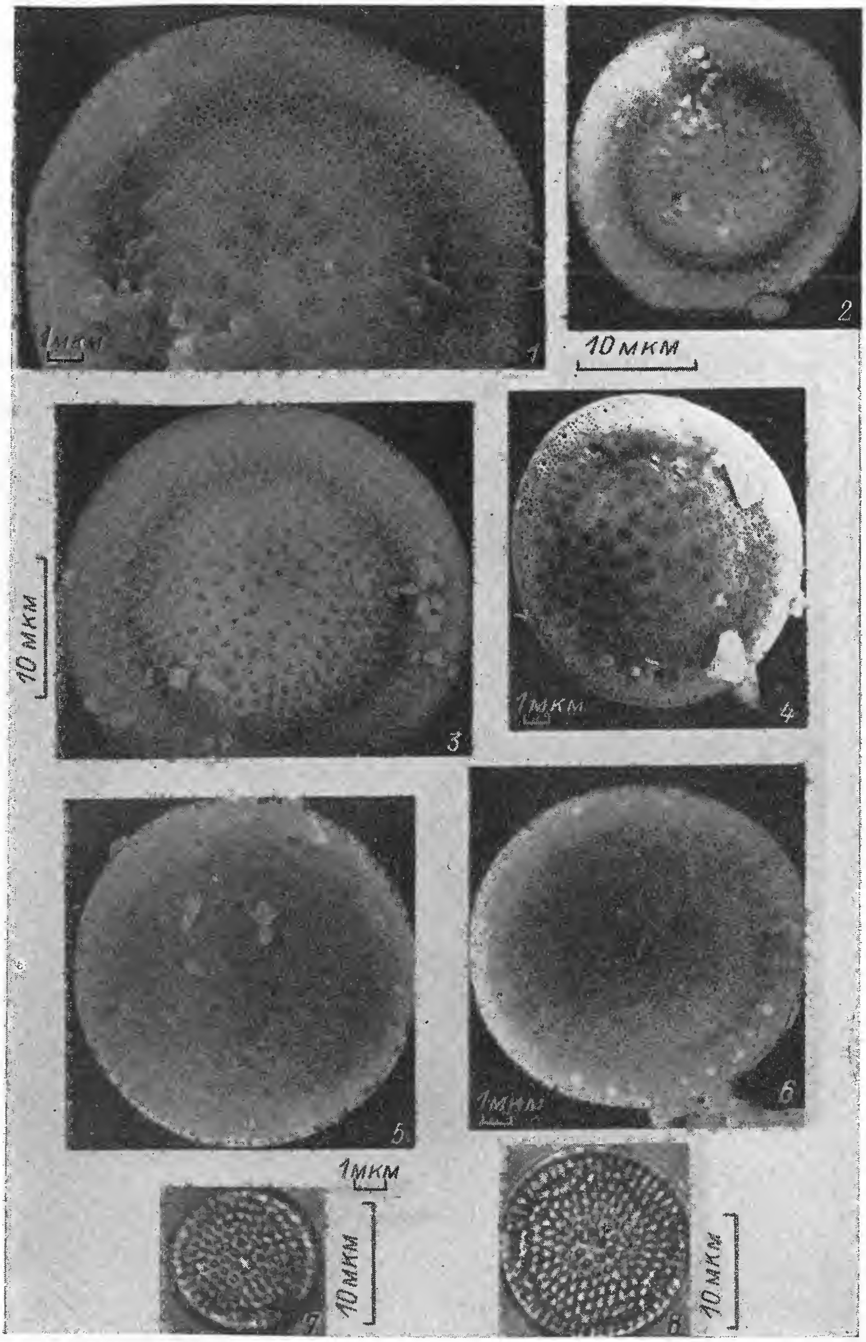


Таблица I. *Ectodictyon varians* Churs. et Tschern. sp. nov.

1—6 — наружная поверхность створки (СЭМ), *7—8* — общий вид створки (СМ).

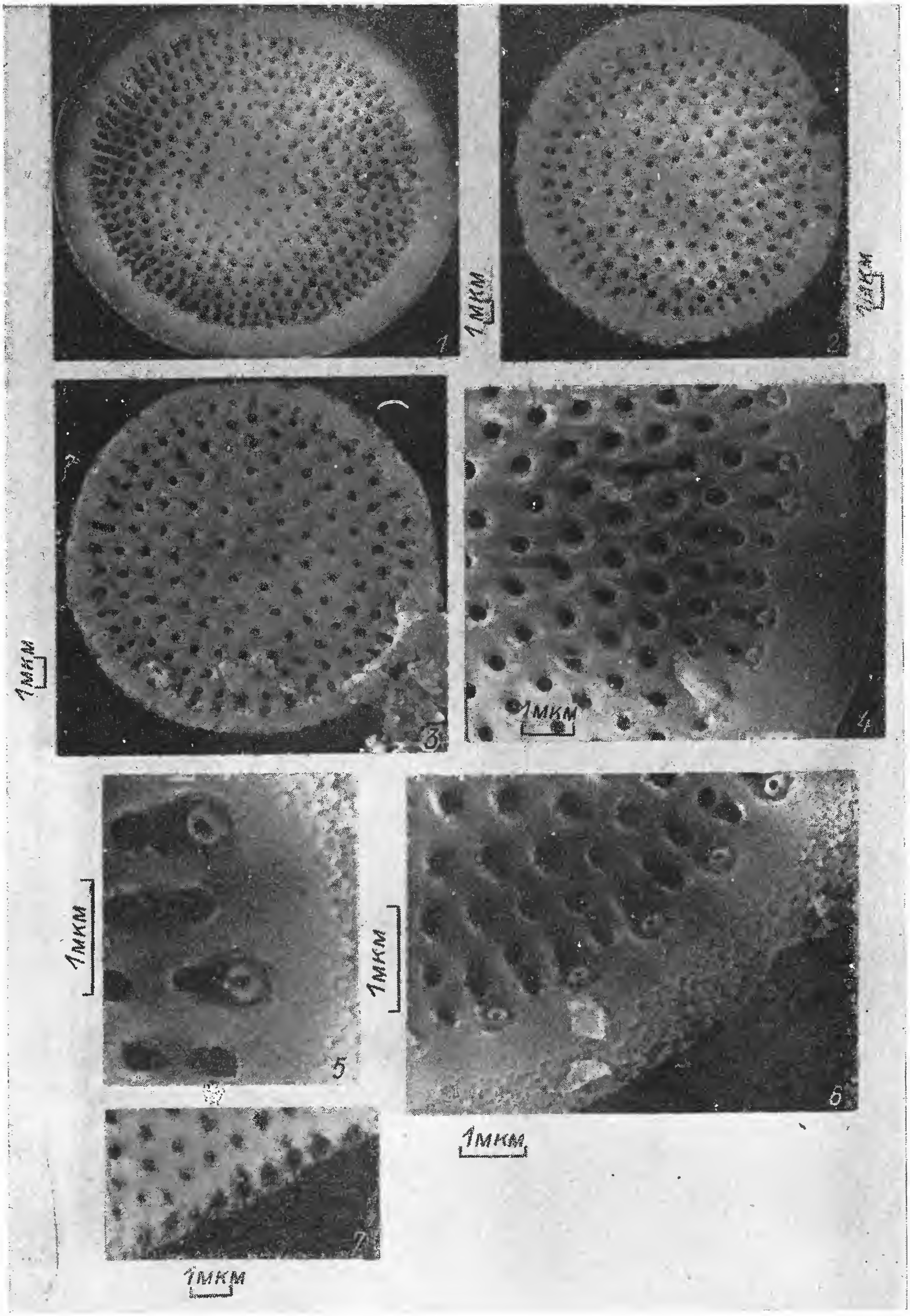


Таблица II. *Ectodictyon varians* Churs. et Tschern. sp. nov.

СЭМ) *1–3* — внутренняя поверхность створки, *4–6* — краевая часть створки с внутренней стороны с двугубым выростом (*4*) и краевыми выростами с четырьмя щелевидными порами, *7* — форамены и камеры локулярных ареол на сломе створки с внутренней стороны.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136. Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 7. 921—1072.